

UNIVERSIDADE DE ÉVORA
Departamento de Geociências
Instituto de Investigação e Formação Avançada

Mesofloras e palinofloras do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana (Portugal)

MÁRIO MIGUEL CARDOSO MENDES

Dissertação apresentada à Universidade de Évora
para obtenção do grau de Doutor em Geociências

Orientador: Professor Doutor João José Cardoso Pais
Co-Orientador: Professora Doutora Ausenda de Cáceres Balbino

Évora 2011

*Ao meu pai e à minha mãe
que são os meus melhores amigos no mundo inteiro.*

PREFÁCIO

No início do ano de 2001, a convite da Doutora Ausenda de Cáceres Balbino, Professora Catedrática da Universidade de Évora, integrei o corpo de docentes do Departamento de Geociências da Universidade de Évora e passei a leccionar as aulas práticas da disciplina de Paleontologia, enquadrada no plano de estudos dos cursos de licenciatura em Biologia e em Ensino de Biologia e Geologia.

A partir daí decidi desenvolver trabalho de investigação conducente à preparação de uma dissertação de Doutoramento na área científica de Paleontologia, ramo do saber que interessa não só à Biologia, como, também, à Geologia.

Em Janeiro de 2004, fui confrontado com uma proposta de trabalho, endereçada pelo Doutor João José Cardoso Pais, Professor Catedrático da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, que visava o estudo de angiospérmicas do Cretácico Inferior de Portugal. Atendendo à minha formação na área da Biologia Vegetal, aceitei o desafio, enveredei pela Paleobotânica e estava lançada a primeira pedra desta dissertação de Doutoramento.

Os objectivos inicialmente definidos tinham algo de ambicioso e sedutor visando o estudo de alguns aspectos da evolução e da biologia reprodutiva das primeiras angiospérmicas do Cretácico Inferior português, com base na análise de restos fossilíferos de estruturas reprodutoras e, bem assim, correlacionar os pólenes dispersos no sedimento com os pólenes preservados in situ em órgãos florais. Percorri jazidas fossilíferas na Bacia Lusitaniana e recolhi amostras com restos de vegetais do Cretácico Inferior. Após dois anos de trabalho de investigação, constatei que a escassez de estruturas florais não iria permitir alcançar os objectivos pretendidos.

No sentido de debelar as dificuldades encontradas, em Maio de 2006 desloquei-me ao “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, e em parceria com a Doutora Else Marie Friis, Presidente do Departamento de Paleobotânica daquela instituição, analisou-se grande parte do material recolhido, procedendo-se a uma reorientação dos trabalhos. O conhecimento de floras cretácicas tem elevado valor e significado científico, pelo que, a partir de então se passou a fazer estudo de sistemática e a caracterização de paleoambientes, com base nos restos de vegetais recolhidos nas diferentes mesofloras e palinofloras do Cretácico Inferior português. O traçado deste percurso pretendeu um compromisso entre o desejável e o possível.

As amostras recolhidas nas diferentes jazidas fossilíferas revelaram-se fecundas em mesofósseis vegetais de atribuição sistemática difícil. Deste modo, impunha-se que os primeiros avanços se realizassem junto de quem tivesse um saber de experiência feito. Esse saber-fazer encontrei-o, fundamentalmente, no Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, junto da Doutora Else Marie Friis. A sua disponibilidade e atenção foram determinantes para a realização desta dissertação de Doutoramento. Assim, a partir de Abril de 2007 as minhas deslocações à Suécia foram frequentes.

Ulteriormente, passei a deslocar-me, também, ao “Jardin des Plantes du Muséum national d’Histoire naturelle”, em Paris, onde pude contar com o apoio inestimável do Doutor Jean Déjax no estudo de alguns palinomorfos provenientes das palinofloras do Cretácico Inferior de Portugal.

Ao longo destes anos, beneficieei de Bolsa de Doutoramento no país, concedida pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT), o que me proporcionou alguma liberdade financeira para a realização destas deslocações e estudos no estrangeiro.

A dissertação de Doutoramento que aqui se apresenta baseia-se nos seguintes artigos:

- I. Mendes, M.M., Friis, E.M., Pais, J., 2008. *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecaceae from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 149, 50-56.
- II. Mendes, M.M., Pais, J., Friis, E.M., 2008. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales link. *Grana* 47, 211-219.
- III. Mendes, M.M., Pais, J., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2010. *Erdtmanithecaceae portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen. *Grana* 49, 26-36.
- IV. Mendes, M.M., Dinis, J.L., Gomez, B., Pais, J., 2010. Reassessment of the cheirolepidiaceae conifer *Frenelopsis teixeirae* Alvin et Pais from the Early Cretaceous (Hauterivian) of Portugal and palaeoenvironmental considerations. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 30-42.
- V. Mendes, M.M., Dinis, J., Pais, J., Friis, E.M., 2011. Early Cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian Basin, western Portugal): an integrated palynological and mesofossil study. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166, 152-162.

Os artigos, já todos publicados, foram reproduzidos nesta dissertação com a devida anuência prévia das respectivas editoras.

AGRADECIMENTOS

Finda a elaboração desta dissertação, gostaria de expressar os meus agradecimentos a todas as pessoas e instituições que, de forma directa ou indirecta, contribuíram para a sua realização.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer ao Doutor João José Cardoso Pais, Professor Catedrático do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, por ter aceitado a orientação científica desta dissertação, por ter acompanhado toda a fase de realização de trabalhos de campo e de laboratório, pelas valiosas críticas e sugestões apontadas que contribuíram, indubitavelmente, para a melhoria do trabalho aqui apresentado e pelo impacto que teve na minha formação científica.

À Doutora Ausenda de Cáceres Balbino, Professora Catedrática do Departamento de Geociências da Universidade de Évora, co-orientadora desta dissertação, quero expressar a minha profunda e sincera gratidão pela confiança, amizade, disponibilidade total e apoio demonstrados nas diferentes etapas deste trabalho e, bem assim, pelas preciosas sugestões e comentários aquando da revisão de todo o texto.

À Doutora Else Marie Friis, Presidente do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, agradeço vivamente todo o apoio prestado nas minhas lides com os mesofósseis vegetais, as inúmeras discussões e ideias trocadas, o incentivo, a amizade e a forma sempre carinhosa com que me recebeu na Suécia. Tenho tido o privilégio de partilhar a sua competência profissional e beneficiar da sua enorme capacidade de trabalho.

Ao Doutor Jorge Leitão Dinis, Professor Auxiliar do Departamento de Ciências da Terra da Universidade de Coimbra, meu amigo e colega de prospecções de campo, expresso o meu sincero reconhecimento pelo interesse manifestado durante o decorrer deste estudo, pela colaboração nos trabalhos de campo e, bem assim, pelos ensinamentos e conhecimentos que me transmitiu relativamente à estratigrafia do Cretácico português. Agradeço a sua disponibilidade para efectuar a revisão de alguns capítulos desta dissertação.

Ao Doutor Jean Déjax, do “Jardin des Plantes du Muséum national d’Histoire naturelle”, em Paris, testemunho o meu agradecimento por gentilmente me ter recebido em França, pelas sugestões e esclarecimento de dúvidas que surgiram aquando da identificação de alguns pólenes e esporos recolhidos nas palinofloras do Cretácico Inferior português.

Ao Doutor Thomas Denk, Curador Sénior do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, agradeço os ensinamentos prestados relativamente ao manuseamento do microscópio electrónico de varrimento (MEV) do Museu, as várias sugestões e trocas de ideias sobre o estudo das mesofloras e palinofloras cretácicas.

À Doutora Maria von Balthazar, anterior Investigadora do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, actualmente a trabalhar como Investigadora na Universidade de Viena, na Áustria, estou grato pelos esclarecimentos sobre a utilização de alguns meios informáticos, bem como, pelas profícuas sugestões e discussões acerca do estudo de angiospérmicas do Cretácico.

Ao Doutor Christian Pott, Investigador do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History” e ao Doutor Bernard Gomez, Professor da “Université Claude Bernard Lyon 1”, em Lyon, agradeço pelos esclarecimentos relativos às técnicas de preparação laboratorial de cutículas fósseis para estudos de microscopia electrónica.

Agradeço, também, à Doutora Maria Amélia Martins Loução, Professora Catedrática do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade de Lisboa, e à Doutora Ana Isabel Correia, Professora Auxiliar do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade de Lisboa, o acesso às colecções de plantas vasculares do Herbário LISU do Jardim Botânico de Lisboa.

Ao Doutor Miguel Magalhães Ramalho, Coordenador do Museu Geológico de Lisboa, estou grato por gentilmente me ter facultado o acesso às colecções de fósseis de vegetais do Cretácico de Portugal e pelo empréstimo do holótipo de *Frenelopsis teixeirae* para estudo.

Ao Doutor Joaquim Simão, Professor Auxiliar do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, expresso a minha gratidão pelo auxílio na realização de ilustrações do holótipo de *Frenelopsis teixeirae*.

À Dr.^a Eduarda Ferreira, Técnica Superior do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, agradeço pelo profissionalismo e disponibilidade para a realização dos trabalhos de lavagem e preparação de amostras no laboratório.

À Yvonne Arremo, Assistente Sénior do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, devo agradecer a eficiência e o apoio no manuseamento do microscópio electrónico de varrimento (MEV) do Museu.

Ao Doutor José Paulo Mirão, Professor Auxiliar do Departamento de Geociências da Universidade de Évora, fico a dever todo o auxílio que me prestou durante a realização de trabalhos de microscopia electrónica de varrimento no Laboratório HERCULES (“Cultural Heritage, Study and Safeguard”) da Universidade de Évora.

À Kamlesh Khullar, Secretária do Departamento de Paleobotânica do “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, testemunho o meu profundo apreço pela forma afável como me recebeu e acolheu na Suécia, durante todas as minhas deslocações ao Museu.

Devo ainda palavras de agradecimento à Idalinda Fernandes e à Maria Teresa Balixa, Secretárias do Departamento de Geociências da Universidade de Évora, pela amizade e pelo auxílio na realização de tarefas inerentes às actividades de investigação e ao trabalho docente.

Ao Doutor Paulo Legoinha, Professor Auxiliar do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa, expresso com satisfação um agradecimento pela amizade e palavras de incentivo.

Ao meu amigo Dinis Pereira, da Divisão de Organização e Gestão Informática da Câmara Municipal de Évora, à Dr.^a Cristina Brázio e à Eng.^a Susana Oliveira, da Fundação Luís de Molina da Universidade de Évora, agradeço o apoio incansável que prestaram durante a composição gráfica desta dissertação.

Agradeço, também, a todos os meus colegas do Departamento de Geociências da Universidade de Évora que, de alguma forma, contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho.

Não posso deixar de agradecer à Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) pela concessão de Bolsa de Doutoramento no país (SFRH/BD/24849/2005) que possibilitou a realização deste trabalho, através das deslocações ao estrangeiro onde foi possível discutir com especialistas os resultados obtidos, bem como, consultar bibliografia específica e examinar colecções de comparação.

Agradeço igualmente ao “SYNTHESYS – Research Infrastructure Action under the FP6 Structuring the European Research Area Programme (SE-TAF 2866)” que através de comparticipação financeira possibilitou a realização de um estágio, entre Abril e Maio e 2007, no “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo, decisivo para a continuidade dos trabalhos iniciados aqui no país.

Por último, distingo de modo muito especial todas as pessoas amigas com quem privo de mais perto, a minha família e, sobretudo, os meus pais pelo apoio, incentivo, amizade, colaboração e empenho que tiveram para comigo ao longo desta caminhada.

Évora, Abril de 2011

RESUMO

A flora cretácica portuguesa é rica e compreende formas com grande interesse paleobotânico. A boa representatividade do Cretácico no país permite acompanhar a evolução da vegetação desde o Cretácico Inferior, com predomínio das gimnospérmicas e das pteridófitas, até ao Cretácico Superior onde passam a dominar as angiospérmicas, que rapidamente se expandiram passando a colonizar praticamente todos os ecossistemas terrestres. Os primeiros trabalhos realizados sobre as floras do Cretácico português, a partir do século XIX, dedicaram-se essencialmente ao estudo de macrorrestos vegetais, tornando-se clássicos mundiais na área da Paleobotânica. Ulteriormente, os estudos desenvolvidos passaram a incidir sobretudo na palinologia e na estratigrafia mas, nos últimos 25 anos, a descoberta de mesofloras bem preservadas nos sedimentos, representadas por frutos, sementes, estames e flores trouxe novos conhecimentos que contribuíram, de forma determinante, para a compreensão da composição sistemática, evolução e diversidade da flora de angiospérmicas.

Nesta dissertação apresenta-se o estudo de mesofloras e de palinofloras realizado em três jazidas fossilíferas do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana, de Portugal. Foram seleccionadas as ocorrências de Vale Painho (perto do Juncal), Vale Cortiço (próximo de Torres Vedras) e Vale Farelo (junto a Vale de Água, Juncal). Constatou-se existir claro predomínio de gimnospérmicas e pteridófitas em todas as mesofloras estudadas. Apenas na de Vale de Água foram identificados restos atribuíveis a angiospérmicas.

Nos depósitos de Vale Painho (provavelmente do Berriasiano), foram identificadas pequenas sementes descritas como novos táxones: foi descrita a nova espécie *Erdtmanispermum juncalense* e o novo género e espécie *Raunsgaardispermum lusitanicum*. As novas sementes apresentam plano de organização estrutural semelhante ao que se observa nas sementes de Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales (clado BEG), com envelope externo de natureza esclerenquimatosa a envolver o tegumento interno, que se prolonga através de longo e estreito canal micropilar que, por sua vez, encerra no interior o nucelo preservado sob a forma de membrana fina.

Pela primeira vez, uma flora do Berriasiano português é descrita a partir do estudo integrado de mesofósseis de vegetais e palinomorfos. As associações de restos de vegetais apontam para a presença de floresta de coníferas, dominada por Cheirolepidiaceae, com o sub-bosque constituído por pteridófitas e plantas do grupo BEG. Este estudo aponta para ambiente com clima de seca sazonal em que a vegetação se desenvolvia essencialmente, e sobretudo se preservava, nas margens de rios e áreas alagadas.

Na mesoflora de Vale Farelo (Aptiano superior-Albiano inferior), foi identificada estrutura microsporangida masculina com pólenes de tipo *Eucommiidites* nos esporângios, atribuída à nova espécie *Erdtmanithea portucalensis*. As interpretações sedimentológicas, referentes ao Membro de Famalicão da Formação de Figueira da Foz, de onde provêm os restos fósseis, apontam para depósitos de sistema fluvial e clima quente e relativamente húmido.

A descoberta destes novos táxones em mesofloras portuguesas representa um contributo significativo para o conhecimento da distribuição geográfica destas plantas mesozóicas, sendo de salientar a sua importância paleoecológica, dado que, co-existiram com as primeiras angiospérmicas e ocuparam ecossistemas com características ambientais semelhantes.

Na mesoflora de Vale Cortiço (Hauteriviano inferior) foram recolhidos abundantes restos de coníferas atribuíveis a *Frenelopsis teixeirae*. O excelente estado de preservação das cutículas das folhas e caules permitiu emendar a diagnose original e completar a descrição desta espécie. As características da morfologia externa destas plantas, e a presença de pólenes atribuíveis ao género *Classopollis*, apontam para condições ambientais áridas a semi-áridas. Os dados sedimentológicos indiciam ambiente deposicional de planície mareal ou de estuário, sob clima quente a temperado, mas com humidade significativa pelo menos sazonalmente.

ABSTRACT

The Portuguese Cretaceous flora is rich and comprising specimens of great palaeontological interest. This palaeobotanical record allows the analysis of the floristic evolution since the Early Cretaceous, mostly with gymnosperms and ferns, to the Late Cretaceous, showing that angiosperms have quickly expanded and colonized almost all the terrestrial ecosystems.

The earlier publications on the Portuguese Cretaceous floras, since the 19th century, studied mainly macroremains and become world classics in Palaeobotany. Later and up to now, the majority of studies used palynology as a stratigraphic tool, but over the last twenty-five years the discovery of well preserved mesofossil floras represented by fruits seeds, stamens and flowers have provided an extremely fast progress on the understanding of angiosperms systematic composition, evolution and diversity.

This dissertation presents the study of mesofloras and palinofloras from the Early Cretaceous of Portugal carried out in three different opencast clay pit complexes exposing deposits of the Lusitanian Basin, in Portugal. The selected occurrences from Vale Painho (near Juncal), Vale Cortiço (close to Torres Vedras) and Vale Farelo (next to Vale de Água, Juncal). The gymnosperms and pteridophytes are clearly dominant in all the mesofloras studied. Angiosperms remains were recognised only in the Vale de Água mesoflora.

In the Vale Painho levels (probably Berriasian) small seeds were identified and assigned to new taxa. We described the new species *Erdtmanispermum juncalense* and the new genus and species *Raunsgaardispermum lusitanicum*. The new fossil seeds have a distinctive anatomical structure similar to those observed in the seeds of Bennettitales, Erdtmanithecales and Gnetales group (clade BEG), a sclerenchymatic outer envelope that surrounds the integument and the nucellus preserved as a thin membrane. The integument is extended apically into a long, narrow micropylar canal.

For the first time a Berriasian Portuguese flora is described based on the integrated study of mesofossil plants and palynomorphs. The associations indicate the presence of a coniferous forest dominated by Cheirolepidiaceae with a grown cover and understory vegetation of ferns and other pteridophytes as well as members of the BEG group. This study points to an environment with seasonal drought climate in which vegetation was developing, and probably better preserved, mainly along rivers and wetlands.

In the Vale Farelo mesoflora (Late Aptian-Early Albian), it was recognised a new pollen organ with well-preserved pollen grains of *Eucommiidites*-type in the sporangia, assigned to the new species *Erdtmanitheca portucalensis*. Sedimentological interpretations for the plant-bearing unit, the Famalicão Member of the Figueira da Foz Formation, point for fluvial deposition under wet and relatively humid climate.

The discovery of these new taxa in the Portuguese mesofloras represents a significant contribution to the knowledge of the geographical distribution of these Mesozoic plants, and its palaeoecological significance should be emphasized since they co-existed with the earliest flowering plants in terrestrial ecosystems with similar environmental characteristics.

In the Vale Cortiço mesoflora (early Hauterivian) abundant conifers remains assigned to *Frenelopsis teixeirae* were collected. The original diagnosis of the species was emended and the description was completed thank to well preserved cuticle compressions from leaves and

twigs. The characteristics of the external morphology of these plants and the presence of pollen assigned to the genus *Classopollis* point to arid to semi-arid environments. The sedimentological data indicate tidal-flat to estuarine depositional environment, developed under temperate to warm climate, but with significant seasonal moisture.

ÍNDICE

PREFÁCIO	V
AGRADECIMENTOS	VII
RESUMO	X
ABSTRACT	XII
ÍNDICE	XIV
INTRODUÇÃO	1
MÉTODOS DE RECOLHA, PREPARAÇÃO LABORATORIAL E ESTUDO DAS AMOSTRAS	
DE MESOFÓSSEIS VEGETAIS	3
Métodos de estudo de mesofósseis vegetais	4
Preparação de cutículas	6
Métodos de estudo de palinomorfos	7
Desagregação mecânica das amostras	7
Eliminação da fase mineral por tratamentos químicos	7
Limpeza e concentração de palinomorfos	8
Montagem de lâminas para microscopia óptica.....	8
Observação de palinomorfos em microscopia electrónica de varrimento	9
A BACIA LUSITANIANA E O CRETÁCICO DO LITORAL OESTE PORTUGÊS	9
Aspectos gerais.....	9
Aspectos morfológicos da Bacia Lusitaniana e enquadramento geológico	10
Jazidas fossilíferas do Cretácico Inferior	14
Jazida de Vale Painho	14
Jazida de Vale Cortiço	17
Jazida de Farelo	18
ESTADO ACTUAL DOS CONHECIMENTOS	19
As floras do Cretácico de Portugal e respectivas posições estratigráficas	20
As floras de angiospérmicas do Cretácico Inferior	21
As floras de angiospérmicas do Cretácico Superior	23
Diversificação ecológica das angiospérmicas	25
Gimnospérmicas do grupo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales	27

RESULTADOS E DISCUSSÃO	31
Flora de Vale Painho – (Artigos I, II e V)	32
Flora de Vale Cortiço – (Artigo IV)	37
Flora de Vale Farelo – (Artigo III)	39
CONCLUSÕES FINAIS	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
ARTIGO I	
ARTIGO II	
ARTIGO III	
ARTIGO IV	
ARTIGO V	

INTRODUÇÃO

À semelhança do que se tem verificado noutras zonas do globo terrestre, a vegetação portuguesa nem sempre teve o aspecto e a composição que hoje apresenta, dado que, foi sofrendo alterações significativas ao longo dos tempos geológicos.

Durante a Era Mesozóica, em consequência da fragmentação da Pangeia, as plantas terrestres que viviam sob a influência de um clima continental tiveram de se adaptar a condições mais húmidas que foram surgindo. Os movimentos tectónicos possibilitaram o aparecimento de novas superfícies favoráveis à instalação de novas plantas terrestres. Esta interacção entre geografia, condições climáticas e fenómenos tectónicos resultou no aparecimento e na extinção de grupos vegetais.

Em Portugal, a flora do Cretácico (140-65 Ma) é extremamente rica e compreende formas vegetais com grande interesse paleobotânico. A boa representatividade dos andares do Cretácico em Portugal, permite acompanhar a evolução da vegetação desde o Cretácico Inferior, onde predominavam as pteridófitas e as gimnospérmicas, até ao Cretácico Superior onde passaram a dominar as angiospérmicas que rapidamente se expandiram e colonizaram praticamente todos os ecossistemas terrestres, representando, actualmente, cerca de 85% das espécies vegetais que constituem a flora moderna.

Através de carta dirigida a Joseph Dalton Hooker, escrita em 22 de Julho de 1879, Charles Darwin referia-se às primeiras fases de diversificação das angiospérmicas como o “abominable mystery” (Friedman, 2009). Decorridos mais de 100 anos, ainda não foi possível encontrar a resposta para este enigma e muito permanece por esclarecer sobre a origem e evolução das plantas com flor.

Um aspecto de primordial importância é compreender qual é a posição filogenética das angiospérmicas relativamente às outras plantas com semente. Esta problemática

nunca poderia ser esclarecida somente através do estudo de plantas da flora moderna. As plantas “não angiospérmicas” presentes nos ecossistemas actuais representam apenas uma pequena fracção daquilo que existiu no passado, pelo que, há necessariamente que recorrer ao registo fóssil para estabelecer o elo de ligação. Por outro lado, muitos aspectos relacionados com as condições paleoambientais que presidiram à proliferação das angiospérmicas continuam por clarificar.

Na Bacia Lusitaniana, nas regiões da Estremadura e da Beira Litoral, entre Torres Vedras e o Norte de Aveiro, são significativos os vestígios da existência de angiospérmicas, e de outras plantas suas contemporâneas, no Cretácico Inferior (Aptiano e Albiano) e também no Cretácico terminal (Campaniano e Maastrichtiano). Estes elementos, ainda que abundantes, encontram-se em grande parte por estudar, o que tem dificultado, o estabelecimento das relações existentes entre as espécies vegetais fósseis e a flora actual. Estando bem representadas, as paleofloras do Cretácico português são adequadas à realização de estudos sequenciais relacionados com modificações ambientais e filogenéticas ocorridas durante o Cretácico (*e.g.*, Heimhofer *et al.*, 2005; Friis *et al.*, 2006; Burla *et al.*, 2008). No Cretácico, a Bacia Lusitaniana situava-se no hemisfério Norte, na transição entre a cintura quente e húmida de média latitude e a cintura árida subtropical mas, as possíveis movimentações destas áreas ao longo do tempo considerado não é clara.

Os primeiros trabalhos publicados sobre estudos da flora portuguesa, realizados na segunda metade do século XIX e no princípio do século XX, dedicaram-se, essencialmente, ao estudo de macrorrestos vegetais, recolhidos em depósitos continentais da Bacia Lusitaniana. Alguns deles tornaram-se clássicos mundiais de referência na área da Paleobotânica (*e.g.*, Heer, 1881; Saporta, 1894; Romariz, 1946; Teixeira, 1948, 1950, 1952).

Ulteriormente, os trabalhos de Paleobotânica, desenvolvidos em Portugal, passaram

a incidir, sobretudo, no estudo de esporos e de pólenes (Palinologia) dispersos nos sedimentos (Groot & Groot, 1962; Hasenboehler, 1981; Pais & Reyre, 1981; Chapman, 1982; Pais & Trincão, 1983; Leereveld *et al.*, 1989; Trincão, 1990).

Nos últimos anos, a descoberta de mesofloras no Cretácico Inferior português, constituídas, essencialmente, por estruturas reprodutoras (*e.g.*, flores, frutos e sementes), em excelente estado de preservação, abriu novos caminhos à investigação e contribuiu de forma determinante para a compreensão da composição, diversidade e evolução da flora. Os mesofósseis, inequivocamente, atribuídos a angiospérmicas, foram recolhidos em jazidas de idades compreendidas entre o Barremiano superior-Aptiano inferior e o Aptiano superior – Albiano inferior e têm sido extensivamente estudados (Friis *et al.*, 1992, 1994, 1997, 1999, 2000a, 2000b, 2001, 2003, 2004, 2006, 2009, 2010; Pedersen *et al.*, 2007; von Balthazar *et al.*, 2005; Friis & Pedersen, 2011).

Nos tempos mais recentes, têm sido identificadas estruturas reprodutoras de gimnospérmicas extintas em diversas floras do Cretácico Inferior de Portugal. Estas plantas, atribuídas ao grupo das Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales (grupo BEG, estabelecido por Friis *et al.*, 2007), foram contemporâneas das primeiras angiospérmicas e, ao que tudo indica, deverão ter desempenhado um importante papel no seio da vegetação, particularmente durante o início do Cretácico (Friis & Pedersen 1996; Rydin *et al.*, 2004, 2006; Friis *et al.*, 2007; Mendes *et al.*, 2008a, 2008b, 2010).

Atendendo às condições existentes no país, aos trabalhos já realizados e com o intuito de contribuir significativamente para o estudo e conhecimento da flora cretácica, avançou-se em 2004 com o projecto de doutoramento que agora se apresenta. Inicialmente pretendia-se, fundamentalmente, estudar alguns aspectos da evolução das flores e da biologia reprodutiva das angiospérmicas do Cretácico Inferior, com base na análise paleontológica

dos restos de estruturas reprodutoras a que fosse possível ter acesso e, bem assim, correlacionar os pólenes dispersos no sedimento com os pólenes preservados *in situ* nos órgãos florais; procurava-se estabelecer relações com angiospérmicas actuais tentando estabelecer linhas evolutivas das etapas iniciais da evolução do grupo.

No entanto, após a realização de aturado trabalho de investigação, chegou-se à conclusão que o número de flores fósseis preservadas em sedimentos do Cretácico Inferior era extremamente reduzido e insuficiente para a plena concretização dos objectivos estabelecidos. Por outro lado, constatou-se que, apesar dos inúmeros trabalhos realizados em Portugal, na área da Paleobotânica, muito pouco se conhece sobre as condições paleoambientais que presidiram e que poderão, indubitavelmente, ter condicionado a radiação evolutiva das angiospérmicas nos ecossistemas terrestres existentes no Cretácico.

Neste sentido, não existindo nenhum trabalho de investigação previamente realizado em torno desta problemática, reorientou-se o projecto de doutoramento em curso tendo em vista a realização de estudos de sistemática e a caracterização de paleoambientes com base nos elementos recolhidos nas diferentes meso- e palinofloras do Cretácico Inferior. Assim, a nova linha de investigação passou a seguir os seguintes objectivos:

- i) Desenvolver estudos de sistemática tendo em vista a descrição e a análise filogenética de novos táxones (de angiospérmicas e não angiospérmicas) provenientes de floras do Cretácico Inferior de Portugal;
- ii) Estabelecer alguns aspectos relacionados com as condições ecológicas vigentes nos ecossistemas terrestres aquando do aparecimento das primeiras angiospérmicas no Cretácico Inferior de Portugal;

iii) Comparar os resultados obtidos nas floras portuguesas com outras floras fósseis estabelecendo analogias sistemáticas e taxonómicas;

iv) Relacionar a evolução da vegetação no Cretácico Inferior de Portugal com aspectos estratigráficos, ambientais e alterações climáticas, tendo em vista a caracterização de paleoambientes.

Alcançados resultados de elevado interesse científico, a partir de 2007 deu-se início ao processo de publicação de artigos científicos em revistas de circulação internacional, com arbitragem, indexadas ao ISI ("Institute for Scientific Information"). A dissertação de doutoramento que aqui se apresenta tem por base a compilação de artigos já objecto de publicação, e submetidos para esse fim, seguindo o estipulado na alínea b) do nº 1 do artigo 3º da Ordem de Serviço nº 1/2010, de 12 de Janeiro, que regula as normas relativas ao

Ciclo de Estudos conducente ao Grau de Doutor pela Universidade de Évora.

Até ao momento, foram publicados cinco artigos científicos, em revistas internacionais indexadas ao ISI e, em todos os trabalhos publicados, Mário Miguel Mendes é primeiro autor. Os artigos surgem referenciados com numeração romana (I, II, III, IV e V) e foram organizados pela ordem de publicação. O artigo submetido surge em último lugar.

Esta dissertação de Doutoramento realizou-se, em parte, no âmbito do projecto ANGIOGAL – "The emergence of angiosperms and the Cretaceous ecosystem changes in Portugal" (PTDC/CTE-GIX/104999/2008), financiado pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia, e beneficiou de Bolsa de Doutoramento no país, com a referência SFRH/BD/24849/2005, concedida a Mário Miguel Mendes, pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia.

MÉTODOS DE RECOLHA, PREPARAÇÃO LABORATORIAL E ESTUDO DAS AMOSTRAS DE MEOFÓSSEIS VEGETAIS E DE PALINOMORFOS

Os trabalhos de campo foram realizados entre Julho de 2004 e Junho de 2009. Foram explorados diversos afloramentos e barreiros do Cretácico inferior, localizados na Bacia Lusitaniana, nas regiões da Estremadura e Beira Litoral (entre Torres Vedras e Buarcos).

Nos locais seleccionados para a realização das amostragens, foram recolhidas 167 amostras com características propícias à desagregação e lavagem (não demasiado consolidadas), contendo fragmentos de material vegetal exposto. Procurou-se obter restos fossilíferos de estruturas vegetais que se encontrassem devidamente preservadas no sedimento e que reunissem características

adequadas aos estudos de paleobotânica e de palinologia.

O processo de recolha de amostras implicou a realização dos seguintes procedimentos:

1. Colheita de amostras em níveis litológicos de granulometria fina, preferencialmente argilas de cor escura (cinzentas ou negras) intercaladas no seio de níveis de arenito fino, normalmente com fragmentos carbonosos visíveis.

2. Antes da recolha, e a fim de evitar possíveis contaminações, removeu-se a superfície exposta das camadas a amostrar e, de seguida, procedeu-se à extracção do material nos níveis seleccionados. O número de amostras recolhido em cada uma das camadas foi proporcional à espessura de cada um dos níveis litológicos seleccionados de modo a garantir uma boa representatividade da flora local.

3. Cada uma das amostras recolhidas, com cerca de 10 kg de peso (valor médio), foi embalada individualmente em sacos de polipropileno. Foram retirados cerca de 200 g de material de cada uma das amostras e guardados em sacos de polipropileno mais pequenos para estudos de palinologia. Todos os sacos foram etiquetados e selados. A cada amostra foi atribuído um número de ordem e um código de referência correspondente ao respectivo local de amostragem.

4. Em cada um dos locais de amostragem procedeu-se ao registo das respectivas coordenadas geográficas recorrendo a GPS Garmin para referenciar a localização.

Métodos de estudo de mesofósseis vegetais

Para o estudo dos mesofósseis vegetais seguimos a metodologia previamente descrita por Friis *et al.* (1988). As amostras recolhidas durante os trabalhos de campo, nem sempre se encontravam completamente secas apresentando muitas vezes elevado teor de humidade. Assim, os sacos de armazenamento de cada uma das amostras, foram abertos e colocados em estufa da Memmert do Laboratório de Lavagem e Preparação de Amostras do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa para secagem do material à temperatura de cerca de 35 °C durante 48 horas. Por vezes, devido ao elevado teor de humidade das amostras, o período de secagem ultrapassou as 48 horas. A temperatura utilizada no processo de secagem das amostras, raramente ultrapassou os 35 °C para evitar a fragmentação dos restos carbonosos preservados no sedimento.

Depois de completamente secas, as amostras foram retiradas da estufa e colocadas dentro recipientes de plástico com água, durante um período de aproximadamente 72 horas para dissociação da matriz argilosa. Cada um dos recipientes foi previamente

etiquetado com o número e referência da respectiva amostra. Às vezes, a matriz argilosa das amostras não se dissociou facilmente apenas com água tendo sido necessária a adição de hexametáfosfato de sódio ($\text{NaPO}_3)_6$, para desagregar e desflocular o resíduo, mantendo em suspensão o material fino.

Concluído o processo de desintegração e dissociação do material argiloso, procedeu-se à lavagem de cada uma das amostras. A lavagem foi efectuada em crivos metálicos, com um chuveiro e água corrente a baixa pressão, para evitar a fragmentação dos restos vegetais fossilizados. Foram utilizados crivos com malhas de 125 µm e de 250 µm. A fim de acautelar possíveis contaminações, antes de se iniciar a lavagem de cada uma das amostras, todos os crivos utilizados no processo foram convenientemente escovados, lavados com água corrente a alta pressão e passados por azul-de-metileno. Durante a lavagem com chuveiro foi possível eliminar a fracção argilosa e outros elementos finos, retendo na malha dos crivos os restos carbonosos preservados na matriz argilosa dissociada e também alguma areia com dimensão granulométrica superior a 125 µm (Fig. 1).

Efectuada a lavagem das amostras, o resíduo de lavagem foi colocado novamente na estufa para secagem durante 24 horas à temperatura de 30-35 °C. Para cada uma das amostras, este processo foi repetido até que todo o material estivesse completamente desintegrado, dissociado e devidamente lavado. Às vezes, não foi possível desintegrar e dissociar as amostras na totalidade e a lavagem terminou com a obtenção de algumas concreções de dimensão considerável que foram desprezadas.

Após secagem, o resíduo de lavagem foi armazenado em sacos de polipropileno devidamente etiquetados e selados. Seguidamente, procedeu-se à triagem do resíduo de lavagem por observação sistemática em lupa binocular Wild M8, no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade de Évora. Todo



Figura 1. Lavagem de amostras em crivos metálicos com chuveiro. Na malha dos crivos ficaram retidos os restos carbonosos preservados na matriz argilosa.

o material fossilífero encontrado que revelou características com interesse paleontológico foi devidamente recolhido e guardado em caixas de armazenamento devidamente etiquetadas.

Depois da triagem do sedimento com restos carbonosos, procedeu-se à limpeza dos mesofósseis vegetais encontrados. Por apresentarem algum sedimento muito fino aderente à superfície do material fossilífero, os mesofósseis vegetais, completamente incarbonizados, foram colocados em copos de teflon com ácido fluorídrico (HF) a 51-55% durante de 24 horas. Decorrido este tempo, procedeu-se a novo processo de lavagem. Esta lavagem realizou-se em gobelés de plástico com 1000 mL de capacidade por diluição do HF em água destilada e posterior decantação, com uma periodicidade de aproximadamente 2 horas ao longo de um dia até perfazer um total de seis lavagens. Concluída a lavagem, os mesofósseis vegetais foram retirados dos gobelés com o auxílio de pipetas de Pasteur descartáveis, e colocados em placas de Petri

onde permaneceram para secagem ao ar durante cerca de 24 horas, dependendo da temperatura ambiente. Depois de secos, todos os espécimes foram novamente observados à lupa binocular e armazenados em células de arquivo ("micromounts") devidamente etiquetadas, especialmente concebidas para este efeito.

Os espécimes seleccionados para estudos de microscopia electrónica, foram montados em suportes de alumínio ("stubs") com 12.7 mm de diâmetro, metalizados com ouro durante 60 segundos e observados em microscópio electrónico de varrimento (MEV) Hitachi Field S-4300 a 2kV, no "Swedish Museum of Natural History", em Estocolmo (Fig. 2).

Todos os espécimes seleccionados e arquivados se encontram depositados no Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa. A cada um foi atribuída referência numérica de arquivo que tem sempre a inicial maiúscula (P).

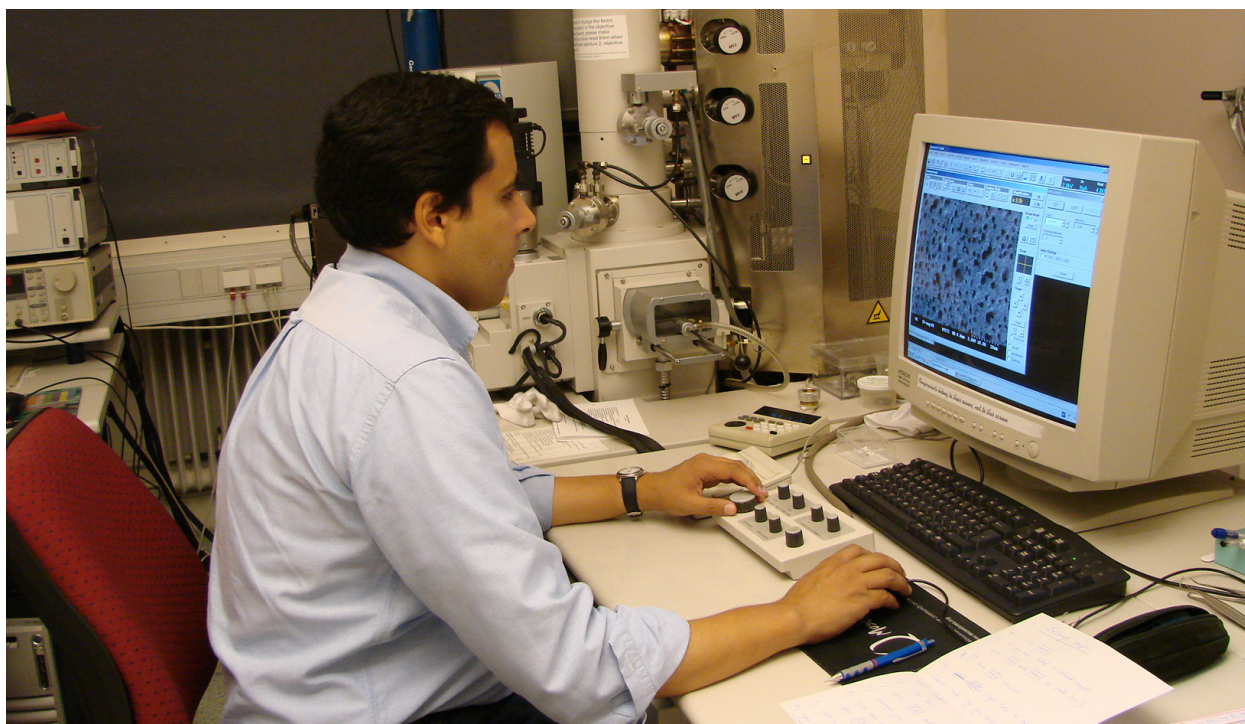


Figura 2. Observação de mesofósseis vegetais no microscópio electrónico de varrimento (MEV) Hitachi Field S-4300 a 2kV, no “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo.

Preparação de cutículas

Na preparação laboratorial das cutículas fósseis seguiu-se basicamente metodologia semelhante à descrita por Kerp (1990). Na primeira fase do processo, os restos vegetais incarbonizados foram colocados em ácido fluorídrico (HF) a 51-55%, durante 24 horas, para limpeza e remoção de todo o sedimento associado. Seguidamente, colocaram-se os mesofósseis vegetais em gobelés de plástico com 1000 mL de capacidade e procedeu-se ao processo de lavagem por diluição em água destilada até que todo o ácido fosse removido. Após a lavagem, removeu-se toda a água com o auxílio de uma pipeta de Pasteur descartável e os mesofósseis vegetais foram colocados em caixas de Petri. Seguidamente, adicionaram-se alguns cristais de clorato de potássio (KClO_3) e posteriormente aplicou-se ácido nítrico (HNO_3) a 58% diluído em água destilada para oxidar o material carbonoso, foram depois adicionadas algumas gotas de hidróxido de potássio (KOH) para neutralizar a solução e eliminar os restos orgânicos ainda

presentes. Depois de concluída a clarificação do material, algumas cutículas foram retiradas com o auxílio de uma pinça e de uma agulha e montaram-se em lâminas de vidro delgadas, para observação no microscópio óptico composto Leitz Aristoplan acoplado a uma máquina fotográfica Nikon DS100. Nas preparações definitivas utilizou-se gelatina glicerizada como meio de montagem. As cutículas seleccionadas para estudos de microscopia electrónica, foram montadas em suportes de alumínio (“stubs”) com 12.7 mm de diâmetro, cobertos com fita de carbono e metalizadas com ouro durante 60 segundos. Posteriormente, procedeu-se à observação em microscópio electrónico de varrimento (MEV) Hitachi S-570 na “Université Claude Bernard Lyon 1”, em Lyon, e em microscópio electrónico de varrimento (FE-SEM) Jeol JSM-T330A do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa.

As cutículas estudadas encontram-se depositadas no Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da

Universidade Nova de Lisboa com a referência numérica de arquivo dos espécimes dos quais foram obtidas, que tem sempre a inicial maiúscula (P).

Métodos de estudo de palinomorfos

A metodologia utilizada no tratamento laboratorial das amostras para estudos palinológicos passou pela desagregação mecânica das amostras seleccionadas, a eliminação da fase mineral por tratamentos químicos e a limpeza e concentração de palinomorfos. Todo o processo de preparação laboratorial teve lugar no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa.

Desagregação mecânica das amostras

As amostras foram desagregadas mecanicamente com o auxílio de um martelo de

geólogo de forma a obter fragmentos de sedimento inferiores a 5 mm de diâmetro, tornando mais eficaz a eliminação progressiva da fracção mineral com produtos químicos. Tratando-se de material argiloso e areno-argiloso, para cada uma das amostras, procedeu-se à pesagem de 50 g de sedimento fragmentado após o que foram colocados dentro de copos de teflon com tampa, previamente limpos para evitar contaminações entre as diferentes amostras utilizadas.

Eliminação da fase mineral por tratamentos químicos

A eliminação progressiva da fracção mineral realizou-se mediante a utilização de substâncias químicas comerciais. Tratando-se de amostras não carbonatadas, optou-se por não utilizar ácido clorídrico (HCl) iniciando-se os ataques químicos com ácido fluorídrico (HF) a quente que tem por objectivo a eliminação de silicatos. A concentração do HF utilizado oscilava entre 51-55%, o que corresponde à



Figura 3. Ataque químico das amostras colocadas em copos de teflon, com ácido fluorídrico, num agitador orbital SBS AOC-2003 à temperatura de 50 °C e velocidade de agitação de 120 rpm, durante 48 horas.

concentração máxima comercializada pelos fornecedores portugueses. Uma concentração mais elevada tornaria o processo mais eficiente mas, não se encontra disponível no mercado português. Em cada tratamento, o HF foi adicionado, com cautela e lentamente, até que toda a amostra ficasse completamente submersa no fundo do copo. A fim de tornar o ataque químico mais eficaz, os copos de teflon foram colocados num agitador orbital SBS AOC-2003 à temperatura de 50 °C e velocidade de agitação de 120 rpm, durante 48 horas (Fig. 3).

Limpeza e concentração de palinomorfs

Após a eliminação dos silicatos, procedeu-se ao processo de lavagem das amostras utilizando-se para o efeito água destilada. Foram efectuadas várias lavagens e decantações em gobelés de plástico com 2000 mL de capacidade, com uma periodicidade de 4 horas, até que todo o ácido fosse eliminado e a água se apresentasse límpida. Durante o processo de lavagem, devido à presença de elevada quantidade de elementos finos, adicionou-se, algumas vezes, hexametáfosfato de sódio (NaPO_3)₆ diluído em água que, contribuiu para a eliminação daquelas partículas durante as decantações. Seguidamente, procedeu-se à crivagem de cada uma das amostras utilizando crivos de acrílico com malha de 125 µm. Apenas foi eliminado o material com dimensões superiores a 125 µm.

No final desta fase, procedeu-se a observação preliminar do resíduo palinológico, no microscópio óptico, para avaliar o grau de limpeza das amostras e da concentração de palinomorfs em cada uma delas. Devido à elevada percentagem de partículas carbonosas presentes nas amostras, foi necessário algumas vezes proceder à sua oxidação com ácido nítrico (HNO_3) a 65% e posterior solubilização dos carvões oxidados com hidróxido de sódio (NaOH) a 10%. Após a oxidação procedeu-se a novo processo de lavagem de cada uma das

amostras por diluição em água destilada.

No final do processo, o resíduo obtido apresentava, com alguma frequência, elevada quantidade de matéria orgânica desorganizada. Para resolver este problema, o resíduo foi colocado numa solução aquosa de perborato de sódio ($\text{NaBO}_2\text{H}_2\text{O}_2\cdot 3\text{H}_2\text{O}$), aquecida até à ebulição durante cerca de 5 minutos, após o que se procedeu a novo processo de lavagem das amostras por diluição em água destilada.

A eliminação da fracção mineral através dos ataques químicos, desencadeada pela acção dos ácidos, nem sempre se revelou totalmente eficaz. Algumas vezes, foi necessário proceder à separação do material orgânico por densidades, tendo sido utilizado para este fim cloreto de zinco (ZnCl_2) com densidade mínima de 2.0. Este processo foi realizado por centrifugação, numa centrífuga Heraeus Christ Lobofuge I, à velocidade de 500 rpm durante 5 minutos, após o que, com o auxílio de uma pipeta de Pasteur descartável, se recolheu toda a fracção sobrenadante. Para eliminar os resíduos de ZnCl_2 , o sobrenadante foi devidamente lavado com água destilada recorrendo a centrifugações à velocidade de 2500 rpm durante 10 minutos e crivagem em crivos de acrílico com malha de 10 µm.

O resíduo orgânico final de cada amostra foi colocado em frascos de vidro hermeticamente fechados, devidamente etiquetados, aos quais se adicionou uma pequena quantidade de água destilada e algumas gotas de HCl diluído para evitar o desenvolvimento de fungos.

Montagem das lâminas para microscopia óptica

As lâminas de vidro e as lamelas utilizadas nas preparações para observação do resíduo palinológico no microscópio óptico, foram previamente limpas com álcool para retirar a gordura existente que poderia provocar a formação de bolhas. Para cada amostra, montaram-se quatro preparações definitivas.

Cada lâmina delgada de vidro, devida-

mente etiquetada, foi colocada sobre uma placa de aquecimento da Electrothermal a uma temperatura de aproximadamente 50 °C. Com o auxílio de uma pipeta de Pasteur descartável, colocaram-se algumas gotas da amostra palinológica no centro da lâmina, espalhou-se o resíduo sobre esta e deixou-se secar. Após a secagem do resíduo, colocaram-se duas gotas de gelatina glicerinada sobre o resíduo. A gelatina glicerinada, utilizada como meio de montagem, assegura um índice de refração adequado às observações em microscopia óptica. Seguidamente, aplicou-se a lamela sobre a lâmina, pressionando-a ligeiramente para que esta se ajustasse devidamente na preparação. As lâminas delgadas, já montadas, foram retiradas da placa de aquecimento e colocaram-se sobre a bancada para arrefecimento e secagem. Depois de completamente secas, cada uma das lâminas delgadas foi devidamente lavada em água corrente com o auxílio de uma pequena escova macia para remover os excessos de gelatina glicerinada dos bordos da lamela. Após novo período de secagem, as preparações definitivas foram seladas com verniz de unhas transparente para evitar a proliferação de fungos no seu interior. Finalmente, as lâminas foram observadas no microscópio óptico Nikon Eclipse E600 e todos os espécimes foram fotografados com uma máquina fotográfica digital Nikon DS-L2. A posição de referência dos espécimes mais interessantes foi determinada através

do sistema de quadrículas da lâmina England Finder.

Observação de palinomorfos em microscopia electrónica de varrimento

O estudo de palinomorfos efectuado por observação em microscopia óptica foi complementado com observações realizadas no microscópio electrónico de varrimento (MEV) de marca/modelo Hitachi S-3700N a 5kV do Laboratório HERCULES (“Cultural Heritage, Study and Safeguard”) da Universidade de Évora. Optámos por observar todas as amostras que em lâmina delgada apresentaram resultados significativos. Para este efeito, foram utilizados suportes de alumínio (“stubs”) com 12.7 mm de diâmetro sobre os quais se aplicou fita de carbono.

Colocaram-se algumas gotas do resíduo orgânico no centro do stub, sobre a fita de carbono, com o auxílio de uma pipeta de Pasteur descartável. Espalhou-se bem o resíduo de forma a cobrir toda a superfície do “stub”, deixou-se secar ao ar durante algumas horas e depois de seco procedeu-se à metalização da amostra com ouro durante 60 segundos. Finalmente, procedeu-se à observação dos palinomorfos no MEV.

As preparações definitivas e os espécimes estudados encontram-se depositados no Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa.

A BACIA LUSITANIANA E O CRETÁCICO DO LITORAL OESTE PORTUGUÊS

Aspectos gerais

As primeiras referências ao Cretácico de Portugal são atribuídas ao britânico Daniel Sharpe (1841, 1850) e depois a Carlos Ribeiro (1857) que descreveu o Cretácico da região de Lisboa, aquando do reconhecimento geológico

e hidrológico com vista ao abastecimento das águas desta cidade. Anteriormente, já o Barão de Eschwege (1831), em Memória publicada pela Academia Real das Ciências de Lisboa, havia descrito, embora de modo sumário, a “formação do Grés antigo (?) do Cabo Espichel, que tem a elevação de 661 pés, apparece huma camada de Carvão de pedra, e páos bituminosos muito pyritosos.” Os primeiros estudos significativos sobre a geologia e a

paleontologia do Cretácico português, da Margem Ocidental Ibérica, foram elaborados pelo suíço Paul Choffat, no final do século XIX e no princípio do século XX, encontrando-se os resultados publicados em diversos trabalhos de relevância (*e.g.*, 1885, 1887, 1897, 1898, 1900, 1904).

A partir de 1950 foi dado novo incremento à investigação tendo sido realizadas, por investigadores portugueses e estrangeiros, novas pesquisas de carácter geológico nas margens ocidental e meridional do território português (*e.g.*, Carvalho, 1955; Pratsch, 1958; Soares, 1966, 1972, 1980; Soares & Marques, 1973; Ramalho, 1971; Rey, 1972, 1982, 1983, 1986; Berthou, 1973; Rey *et al.*, 1977; Rey & Ramalho, 1974; Ramalho & Rey, 1981; Durand-Delga & Rey, 1982; Lauverjat, 1982; Damotte *et al.*, 1988; Correia, 1989; Berthou & Leereveld, 1990; Cunha, 1992; Cabral, 1995; Cunha & Reis, 1995; Callapez, 1998; Dinis, 1999; Rey *et al.*, 2006; Heimhofer *et al.*, 2007; Dinis *et al.*, 2008; Rey, 2010). Os estudos desenvolvidos contribuíram para o aprofundamento de conhecimentos, sobre a estratigrafia e ambientes deposicionais do Cretácico em Portugal, bem como, para a interpretação coerente dos processos envolvidos na dinâmica sedimentar das Bacias Lusitaniana e Algarvia, durante o Cretácico Inferior.

Assinalam-se, também as contribuições de alguns geólogos que, no domínio da cartografia geológica, foram responsáveis pela elaboração de diversas cartas geológicas na escala 1: 50 000, que permitem uma melhor compreensão das áreas com unidades cretácicas (*e.g.*, França & Zbyszewski, 1963; Teixeira & Zbyszewski, 1968; Zbyszewski *et al.*, 1965; Barbosa, 1981; Rocha *et al.*, 1981; Manuppella *et al.*, 1987).

Mais tarde, o desenvolvimento de novos estudos sobre a história evolutiva do oceano Atlântico e da margem ibérica (Montenat *et al.*, 1988; Mougenot, 1989; Uchupi & Emery, 1991; Pinheiro *et al.*, 1996; Whitmarsh & Wallace, 2001; Alves *et al.*, 2003) e, bem

assim, o aparecimento de técnicas de estudo mais modernas, tais como, a estratigrafia sequencial (Vail *et al.*, 1987), vieram complementar interpretações mais recentes sobre os processos de enchimento sedimentar nas Bacias Lusitaniana e Algarvia.

Em Portugal, o Cretácico Inferior encontra-se bem representado nas duas margens atlânticas do território nacional, isto é, das bacias sedimentares que circundam as bordaduras ocidental e meridional da Península Ibérica. No entanto, atendendo aos objectivos delineados para este estudo, apenas serão abordados aspectos relacionados com as formações do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana, onde se localizam as jazidas fossilíferas prospectadas.

Aspectos morfológicos da Bacia Lusitaniana e enquadramento geológico

O Cretácico do litoral Oeste português está bem representado numa faixa localizada paralelamente à costa atlântica, com orientação aproximada NNE-SSW, que ocupa mais de 20 000 km² da parte central da Margem Ocidental Ibérica e onde se encontram bem documentadas as últimas fases de enchimento da Bacia Lusitaniana. A Bacia Lusitaniana é uma bacia sedimentar distensiva formada durante a abertura do Atlântico Norte, em resultado da fragmentação da Pangeia. Trata-se de uma típica margem continental de tipo “Rift” atlântico, no caso não vulcânica, cujo enchimento se desenvolveu em parte do Mesozóico.

A Bacia Lusitaniana está nas proximidades da interface entre o Atlântico Norte, e o Atlântico Central. Estes dois domínios oceânicos estão separados pela Zona de Falha de Açores-Gibraltar, que constitui limite transformante entre placas, e ao longo da qual, durante a fase inicial do ciclo Alpino, ocorreu a separação dos supercontinentes Laurásia e Gondwana. Assim, a Margem Ocidental Ibérica, onde se localiza a Bacia Lusitaniana,

foi decididamente influenciada pela evolução dos limites de placa (Kulberg *et al.*, 2006).

Em resultado da compressão finicenozoica, esta bacia sedimentar tem actualmente extensa exposição superficial, dado que dois terços surgem em domínio continental emerso, encontrando-se a restante área imersa na plataforma continental (Rey *et al.*, 2006).

A evolução tectónica da Bacia Lusitaniana foi claramente condicionada por falhas importantes que se formaram durante o desenvolvimento dos sistemas de fracturas no final do ciclo Varisco, entre o Carbonífero e o Pérmico (Ribeiro *et al.*, 1979). As fracturas formadas condicionaram, não só a forte compartimentação da Bacia, mas também o estilo tectónico e o seu conteúdo sedimentar (Kulberg *et al.*, 2006).

Entre o início do processo de fragmentação continental até à fase de colmatação da Bacia Lusitaniana transcorreram quatro episódios de “rifting”, ou seja, episódios de distensão e estiramento, seguidos por relaxamento pós-tectónico, anteriores à formação de crosta oceânica ao longo de toda a Margem Oeste Ibérica (Rasmussen *et al.*, 1998; Kulberg, 2000; Alves *et al.*, 2002). No entanto, alguns trabalhos iniciais, que relacionam a evolução sedimentar da Bacia com a evolução tectónica, apontam para a ocorrência de apenas três episódios de “rifting” (Olivet *et al.*, 1984; Montenat *et al.*, 1988; Wilson *et al.*, 1989).

A Bacia Lusitaniana desenvolveu-se ao longo de um período de tempo que corresponde sensivelmente a 135 Ma (Kulberg *et al.*, 2006). Admite-se que os primeiros depósitos desta bacia mesozóica datam do Triásico Médio a Superior (Rocha *et al.*, 1996) e que os sedimentos que correspondem à colmatação sejam atribuídos ao Albiano (Rey *et al.*, 2006). Os sedimentos depositaram-se, fundamentalmente, sobre as unidades da Zona de Ossa Morena e, possivelmente, da Zona Sul Portuguesa (Dias & Ribeiro, 1995), chegando a alcançar, em certos locais, uma

espessura máxima de aproximadamente 5000 m (Ribeiro *et al.*, 1979).

Alguns autores, com base nas variações de fácies e espessura de unidades litostratigráficas do Jurássico Inferior, dividiram a Bacia Lusitaniana em três sectores tectónicos, diferenciados sob o ponto de vista geométrico e cinemático (Rocha & Soares, 1984; Ribeiro *et al.*, 1996; Kulberg, 2000). No entanto, sob o ponto de vista sedimentar, os depósitos do Cretácico da Bacia Lusitaniana actualmente emersos estendem-se por dois sectores fundamentais, situados entre a Arrábida e o Norte de Aveiro e separados pelo paralelo da Caldas da Rainha. O Cretácico Inferior foi identificado no Sector Norte, delimitado a Este pelo Maciço Hespérico, que constitui principal fonte de sedimentos clásticos, e a Oeste pelos blocos marginais elevados (“horsts”), por vezes com soco hercínico aflorante (como no arquipélago das Berlengas). Nas regiões de Torres Vedras, Cascais e Arrábida, o Cretácico Inferior encontra-se representado de forma quase contínua mas, nos bordos ocidental e oriental surgem manchas cartográficas que provavelmente contêm importantes hiatos, interpretados como blocos tectónicos marginais (Rey, 1972, 1979).

Ao longo desta bacia sedimentar, a base do Cretácico apresenta perfeita continuidade com o Jurássico Superior nas zonas depocêntricas da península de Lisboa ou, noutras áreas, assenta em descontinuidade sobre depósitos mais antigos do Mesozóico. Isto verifica-se, sobretudo, nas zonas afectadas por estruturas diapíricas e na parte Este da Bacia Lusitaniana. Em grande parte do Sector Norte da Bacia Lusitaniana, o Cretácico assenta em discordância angular relacionada com uma superfície de aplanamento regional que afecta, não só o Mesozóico mas, também, o soco hercínico nas áreas marginais onde se destacavam cristas quartzíticas do Ordovícico (Cunha & Reis, 1995).

No Cretácico da Bacia Lusitaniana, as associações fossilíferas com significado biostratigráfico de alta resolução são raras,

IDADES	UNIDADES LITOSTRATIGRÁFICAS			
	Cabo Espichel	Cascais, Sintra	Ericeira	Torres Vedras
ALBIANO	sup. Ponta da Galé	GRUPO DE CACÉM	sup. Ponta da Galé	GRUPO DE TORRES VEDRAS
	med. ?		med. GALE Água Doce	
	inf. RODÍZIO		inf. RODÍZIO	
APTIANO	sup. CRISMINA	GRUPO DE CASCAIS	sup. CRISMINA Praia da Lagoa Ponta Alta Cobre	ALMARGEM superior
	inf. REGATÃO		inf. CRISMINA Praia da Lagoa Ponta Alta Cobre	
BARREMIANO	sup. BOCA DO CHAPIM	GRUPO DE CASCAIS	sup. REGATÃO	inferior
	inf. PAPO SECO AREIA DO MASTRO ROCHADOURO		inf. RIBEIRA DE ILHAS RIBAMAR	
HAUTERIVIANO	LADEIRAS	GRUPO DE CASCAIS	PRAIA DOS COXOS	LUGAR D'ALÉM
	Lagosteiros MACEIRA GUIA		SANTA SUSANA SÃO LOURENÇO	SANTA SUSANA SÃO LOURENÇO
VALANGINIANO	VALE DE LOBOS	SERRADÃO	VALE DE LOBOS	VALE DE LOBOS
BERRIASIANO	PORTO DA CALADA	FARTA PÃO	PORTO DA CALADA	SERREIRA
"PURBECKIANO"				
Legenda 1 2 3 4				

Figura 4. Unidades litostratigráficas do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana, a Sul do paralelo das Caldas da Rainha. 1 – Clásticas fluviais e estuarinas; 2 – Mistas (clásticas e carbonatadas); 3 – Clásticas litorais a lagunares; 4 – Carbonatas; ? – Lacuna de observação (extraído de Rey *et al.*, 2006).

tanto nos depósitos marinhos, como, e sobretudo, nos continentais. No entanto, a aplicação de princípios e metodologias de estratigrafia sequencial tem permitido identificar linhas de tempo e, bem assim, estabelecer correlações fiáveis entre os diversos afloramentos (Rey *et al.*, 2006).

No sector meridional, a Sul do paralelo das Caldas da Rainha (Estremadura), os mais recentes depósitos do Cretácico estão atribuídos à parte média do Cenomaniano superior.

Na Arrábida, a Norte do Cabo Espichel, os depósitos do Cretácico correspondem a alternância de calcários marinhos, dolomitos, argilitos e argilitos margino-litorais e de conglomerados, arenitos e lutitos fluviais organizados em treze formações (Fig. 4) com espessura total aproximada de 350 m (Rey *et al.*, 2006).

Nas zonas de Cascais e Sintra, o intervalo Berriasiano-Albiano compreende dez formações de natureza calcária com uma espessura total estimada na ordem de 430 m (Rey, 1992). A este conjunto segue-se um conjunto sedimentar de idade Cenomaniano onde predominam, claramente, os calcários que, nas regiões de Lisboa e Cascais, atingem, aproximadamente, 200 m de espessura (Berthou, 1973, 1984).

Na zona da Ericeira, surge uma sucessão do Cretácico Inferior constituída por onze formações, de natureza semelhante às existentes no Cabo Espichel, mas de menor espessura: cerca de 250 m.

A Norte da Ericeira, a Este de Loures e na zona de Sesimbra, todos os andares do Cretácico Inferior estão representados nas sete formações definidas por Rey (1993a). Os sedimentos são exclusivamente terrígenos, sobretudo fluviais, e atingem a espessura de 160 m nos afloramentos localizados na zona axial, incluindo área a Norte de Torres Vedras, onde todos os andares surgem representados em oito formações. Nos degraus marginais, nos afloramentos de Alverca, Abrigada, Alcanede, Cercal e bordo oriental do sinclínio de Torres

Vedras, a espessura de sedimentos do Cretácico Inferior atinge cerca de 50 a 100 m e a do corpo carbonatado do Cenomaniano, embora menor do que na zona de Lisboa, é superior a 100 m. Não se encontram representadas diversas unidades litostratigráficas e os fósseis de idade são raros (Rey *et al.*, 2006).

Há elevada incerteza na datação ao nível de Andar dos depósitos atribuíveis ao Cretácico Inferior do sinclinal da Galitota, que poderão representar uma parte do intervalo de tempo compreendido entre o Valanginiano e o Aptiano, não se excluindo a possibilidade de atingirem o Albiano (Rey, 1972; Dinis, 1999).

No sector setentrional, a Norte do paralelo das Caldas da Rainha, apesar da reduzida precisão das associações fósseis descritas, foram identificados depósitos continentais atribuíveis ao Berriasiano que surge representado por um conjunto siliciclástico com níveis carbonatados em determinados sectores. No Cabo Mondego, a espessura poderá chegar aos 200 m e ultrapassa os 100 m junto à Lagoa de Óbidos (Rey *et al.*, 2006). Estes depósitos são, fundamentalmente, arenitos e lutitos, às vezes conglomeráticos, fluviais, com raras intercalações calcárias, margosas e dolomíticas (Bernardes, 1992; Reis *et al.*, 1996).

Na zona emersa localizada entre o paralelo das Caldas da Rainha e a linha NE-SW Pombal-Nazaré, o intervalo compreendido entre o Aptiano e o Cenomaniano (Turoniano) está representado por duas unidades equivalentes a formações geológicas. As unidades identificadas encontram-se articuladas transgressivamente, de depósitos siliciclásticos continentais a carbonatos marinhos, alcançando espessura máxima estimada na ordem de 400 m. A Norte da linha Pombal – Caldas da Rainha, estas unidades são encimadas por depósitos siliciclásticos com intercalações marinhas. O Cretácico Superior, após o Cenomaniano, encontra-se muito bem representado e as unidades identificadas atingem uma espessura total máxima de 120 m (Rey *et al.*, 2006).

Na paleo-margem NE da Bacia Lusitaniana, região da Lousã-Arganil-Mortágua, os depósitos cretácicos, possivelmente, atribuíveis ao intervalo Aptiano a Campaniano inferior, atingem uma espessura máxima estimada na ordem de 180 m. Foram aí reconhecidas e definidas três formações siliciclásticas (Reis & Cunha, 1989).

Jazidas fossilíferas do Cretácico Inferior

As regiões da Estremadura e da Beira Litoral são internacionalmente conhecidas pelo grande número e notável qualidade dos jazigos fossilíferos do Cretácico Inferior, em depósitos da Bacia Lusitaniana, com características litológicas favoráveis à preservação e ao estudo de floras fósseis.

Foram realizadas amostragens em vinte e quatro jazidas fossilíferas do Cretácico Inferior, localizadas entre as regiões da Estremadura e da Beira Litoral, com intervalo de idades compreendido entre o Berriasiano e o Albiano, que apresentassem características litológicas favoráveis à preservação de restos de vegetais.

Apesar do elevado número de jazidas amostradas, nem todas proporcionaram amostras com material vegetal expresso e adequadas aos estudos de palinologia. Por outro lado, atendendo aos resultados que se apresentam neste estudo, apenas serão descritos aspectos geológicos e estratigráficos referentes a três jazidas fossilíferas, directamente relacionadas com os resultados apresentados neste estudo: Vale Painho, Vale Cortiço e Vale Farelo (Fig. 5).

Jazida de Vale Painho

A jazida fossilífera de Vale Painho fica localizada num barreiro onde se realiza a extracção de argilas para cerâmica, localizada junto à localidade de Juncal, no concelho de Porto de Mós, distrito de Leiria (coordenadas geográficas 39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W).

As amostragens foram realizadas em nível argiloso de cor cinzenta escura a negra (Fig. 6), posicionado junto à paraconformidade entre as unidades siliciclásticas referidas na Folha 26-B (Alcobaça) da Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000 (França & Zbyszewski, 1963) como "Grés superiores com vegetais e dinossáurios", infrajacente, e "Complexos gresosos de Nazaré e de Cós-Juncal".

A unidade litostratigráfica inferior é actualmente conhecida por formação de Bombarral (classificação informal por Leinfelder, 1986; seguida por Rey *et al.*, 2006), sendo atribuída ao Jurássico Superior e Cretácico basal; a unidade superior corresponde à Formação de Figueira da Foz, formalmente definida por Dinis (1999, 2001) e considerada como Aptiano superior a Cenomaniano.

Os trabalhos de campo recentemente desenvolvidos por J.L. Dinis (comunicação pessoal) na jazida fossilífera de Vale Painho, apontam para que o nível fossilífero amostrado esteja, imediatamente, abaixo de uma camada de conglomerado bastante grosseiro que, ao que tudo indica, marca a paraconformidade na base da Formação de Figueira da Foz.

Esta descontinuidade tem um valor regional; regista a implantação de crosta oceânica no sector mais a Norte da Margem Ocidental Ibérica, com o final da fase de "rifting" (Wilson *et al.*, 1989; Rey *et al.*, 2003), pelo que, constitui um bom indicador estratigráfico. O estabelecimento de correlações entre sequências sedimentares e unidades litostratigráficas (Leinfelder & Wilson, 1998; Reis *et al.*, 2000; Rey *et al.*, 2006) permite afirmar que a formação de Bombarral é lateralmente equivalente à formação da Lourinhã (Hill, 1988; Wilson, 1988) e à Formação de Farta Pão (Ramalho, 1971; Ellis, 1984) e, bem assim, que a sua parte superior é lateralmente equivalente à Formação do Porto da Calada e à Formação de Serreira (Rey, 1993). Estudos de biostratigrafia recorrendo a foraminíferos, ostracodos e carófitas atribuem como idade provável, da parte superior da

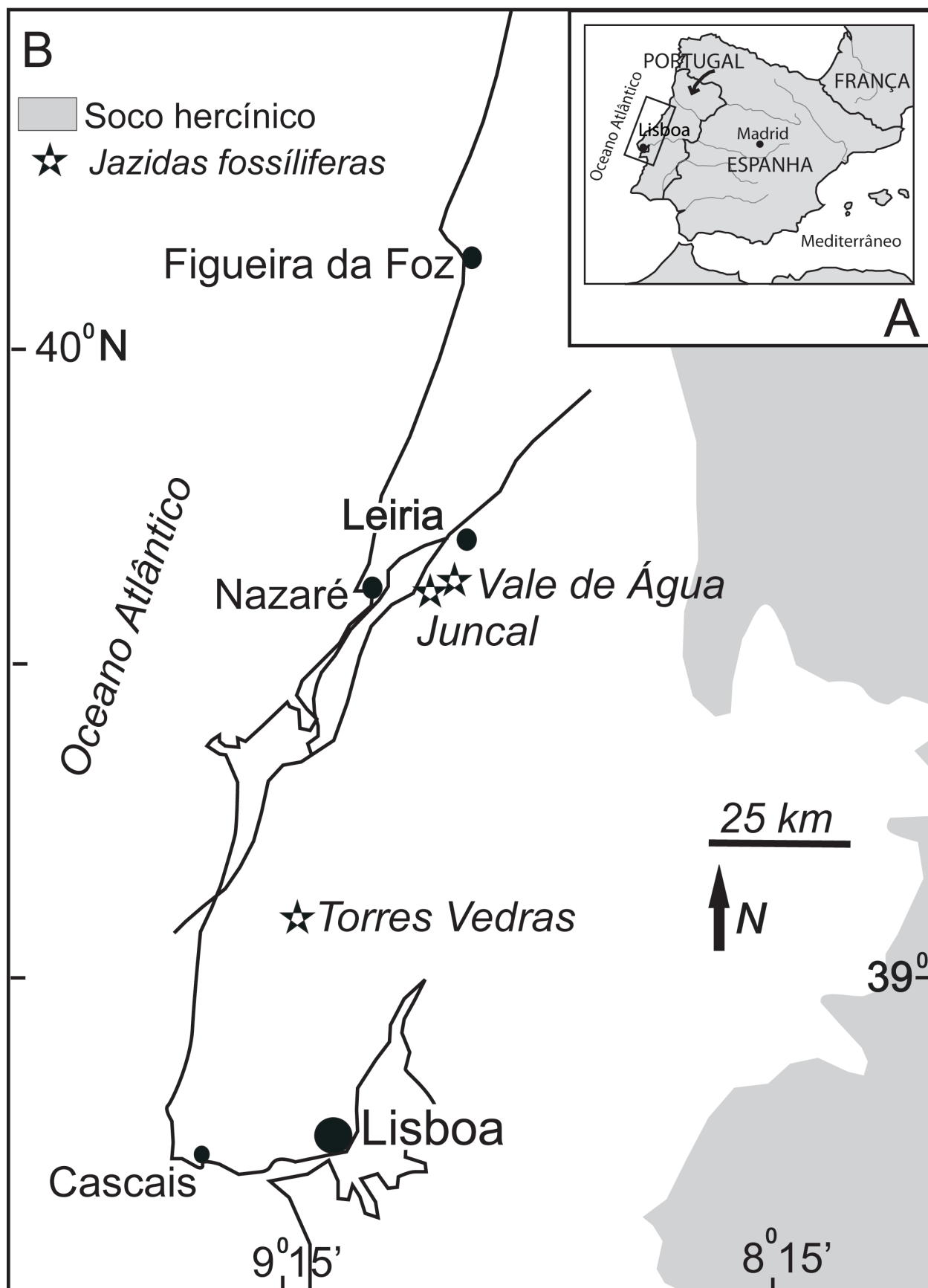


Figura 5. A – Mapa de localização da Bacia Lusitaniana. B – Mapa da região da Estremadura onde se localizam as jazidas fossilíferas (★) amostradas (adaptado de Heimhofer *et al.*, 2005).

Formação de Farta Pão, o Berriasiano (Ramalho, 1971; Rey, 1972). A Formação do Porto da Calada também foi atribuída ao Berriasiano, tendo por base a ocorrência de quistos de dinoflagelados (Berthou & Leereveld, 1990). Neste sentido, é lícito admitir que a parte superior da formação de Bombarral pertence ao Berriasiano. No entanto, existem algumas incertezas locais relacionadas com o possível processo erosivo que terá ocorrido entre a deposição da formação Bombarral e o episódio tectónico responsável pela deposição da Formação Figueira de Foz. É de referir que, a análise do conteúdo palinológico das amostras provenientes destes depósitos fossilíferos permitiu a identificação de formas típicas da palinoflora cretácica, atribuíveis a *Patellasporites tavaresensis* (Mendes *et al.*, submetido). Portanto, a idade provável dos

níveis fossilíferos da jazida de Vale Painho será o Berriasiano.

Na jazida fossilífera de Vale Painho, a formação de Bombarral é composta por níveis de arenitos conglomeráticos, correspondentes aos depósitos de canal, e por lutitos e corpos de arenitos finos que representam os depósitos de transbordo e de planície de inundação. Intercalados nos arenitos, surgem fragmentos de troncos incarbonizados e, alguns, também piritizados. Os depósitos de planície de inundação apresentam coloração cinzenta a vermelha e ocorrem intercalados com lentículas lutíticas e arenitos micáceos de granulometria fina a média. Estes horizontes arenosos podem ser interpretados como lóbulos de derrame em roturas das motas marginais (“crevasse splays”) e ou das próprias motas. Assim, estes depósitos teriam sido



Figura 6. Fotografia da jazida de Vale Painho que ilustra a área de estudo. A seta indica o nível argiloso de cor cinzenta escura a negra onde se realizaram as amostragens.



Figura 7. Fotografia da jazida de Vale Cortiço. A seta indica os níveis de lutitos cinzentos que surgem intercalados em arenitos, pertencentes à unidade designada por “Grés com vegetais fósseis de Torres Vedras e Cercal”, onde se procedeu à recolha das amostras.

depositados junto a um canal principal, em contexto climático propício à ocorrência de inundações sazonais. A presença de caulinite, de arenitos ricos em feldspato, e de lutitos com abundantes óxidos de ferro, bem como fragmentos de lenhite, apontam para condições ambientais quentes com uma estação húmida.

Jazida de Vale Cortiço

A jazida fóssilífera de Vale Cortiço localiza-se num barreiro, actualmente desactivado, situado entre as localidades de Ameal e Torres Vedras, concelho de Torres Vedras, distrito de Lisboa (coordenadas geográficas 39° 07' 26" N e 09° 14' 17" W).

As amostras foram recolhidas em níveis de lutitos cinzentos que surgem intercalados em arenitos pertencentes à unidade designada por “Grés com vegetais fósseis de Torres Vedras e Cercal” (Fig. 7) na Folha 30-B (Bombarral) da Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000 (Zbyszewski *et al.*, 1966). Esta Carta Geológica encontra-se actualmente em fase de revisão e a próxima versão seguirá as unidades litostratigráficas definidas por Rey (1993).

Atendendo a estudos prévios e a trabalhos de campo recentemente realizados por J.L. Dinis (comunicação pessoal), os níveis lutíticos amostrados enquadram-se na Formação de Santa Susana. Estudos de biostratigrafia de foraminíferos nesta área, bem como,

correlações regionais, permitiram atribuir a Formação de Santa Susana ao Valanginiano superior-Hauteriviano inferior (Rey, 1972, 1992).

No afloramento estudado, a Formação de Santa Susana atinge uma espessura de 6 m e é composta por arenitos amarelados de estratificação oblíqua curva, com crostas ferruginosas, e, bem assim, níveis maciços ou laminados com plaquetas limoníticas. Foram identificados restos de troncos fósseis incarbonizados com impregnações de óxidos de ferro e/ou pirite.

Os foraminíferos, os lamelibrânquios e as margas existentes em níveis adjacentes ao amostrado apontam para a existência de ambiente estuarino a planície mareal (Rey, 1993) compatível com as variações sin-sedimentares de condições redox, deduzidas pela presença de níveis oxidados e de abundantes restos carbonosos.

Jazida de Vale Farelo

A jazida de Vale Farelo corresponde a uma área de extracção de argilas que se encontrava desactivada aquando da realização das amostragens. Esta jazida localiza-se junto à pequena povoação de Vale de Água, na freguesia de Juncal, concelho de Porto de Mós, distrito de Leiria, (coordenadas geográficas 39º 37' 13.1" N; 08º 51' 57.2" W).

As amostras foram recolhidas em níveis argilosos de cor cinzenta escura a negra, anteriormente atribuídos à unidade "Complexos gresosos de Nazaré e de Cós-Juncal" (Fig. 8) na Folha 26-B (Alcobaça) da Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000 (França & Zbyszewski, 1963) e, ulteriormente, incluídos na Formação de Figueira da Foz (Dinis, 1999, 2001). Estes depósitos, com restos de vegetais fósseis, pertencem ao Membro de Famalicão, um conjunto lutítico-arenoso que,



Figura 8. Fotografia da jazida de Vale Farelo que ilustra o local de estudo. As setas indicam os níveis argilosos de cor cinzenta escura a negra, anteriormente atribuídos à unidade "Complexos gresosos de Nazaré e de Cós-Juncal", onde foram realizadas as amostragens.

por sua vez, se localiza na parte inferior da Formação de Figueira da Foz, logo acima do Membro de Calvaria, areno-conglomerático (Dinis, 1999, 2001; Rey *et al.*, 2006).

A atribuição da idade Aptiano superior, eventualmente Albiano inferior, ao Membro de Famalicão da Formação de Figueira da Foz, fundamenta-se, essencialmente, em associações fósseis de macro, meso e microrrestos de vegetais, bem como nas correlações sedimentológicas e estratigráficas (Teixeira, 1950; Dinis & Trincão, 1991; Friis *et*

al., 1999; Heimhofer *et al.*, 2005).

As interpretações sedimentológicas, referentes ao Membro de Famalicão, apontam para depósitos provenientes de um sistema fluvial arenoso, perene, algo sinuoso, em clima relativamente húmido. Os níveis próximos revelam a transição para um ambiente de planície deltaica de baixa energia, com interflúvios lacustres a lagunares salobros, que permitiria a deposição de restos vegetais carbonosos (Dinis, 2001).

ESTADO ACTUAL DOS CONHECIMENTOS

Na Bacia Lusitaniana são abundantes jazigos fossilíferos com restos de vegetais atribuídos ao Cretácico. Têm sido recolhidos, nos afloramentos aí existentes, numerosos restos de vegetais, bem preservados e de elevado valor sistemático, contribuindo para o conhecimento da diversidade e da composição da flora, desde o aparecimento das angiospérmicas no Cretácico Inferior até à sua diversificação e dominância ecológica nos finais do Cretácico.

Os primeiros trabalhos referentes à flora mesozóica portuguesa foram realizados pelo marquês de Saporta. Este investigador oitocentista dedicou-se ao estudo de macrofloras do Cretácico tendo os resultados sido publicados em extensa memória no ano de 1894. O valor científico do trabalho de Gaston de Saporta é discutível, dado que, este investigador francês, tal como outros desta época, tinha tendência para descrever novos táxones a partir de restos vegetais com aspecto morfológico ligeiramente distinto mas que, na realidade, recaem na variabilidade normal de um mesmo táxon. No entanto, este trabalho, a par de outros desenvolvidos na mesma época por Fontaine (1889), em macrofloras do Cretácico Inferior do grupo Potomac, teve particular influência nas primeiras discussões que surgiram, no âmbito da Paleobotânica,

a respeito da origem e diversificação das angiospérmicas.

As macrofloras portuguesas foram ulteriormente estudadas por Carlos Teixeira que publicou diversos trabalhos dedicados à descrição de vegetais fósseis provenientes do Cretácico (Teixeira, 1945, 1946, 1947, 1948, 1950, 1952). Estes trabalhos, contribuíram, indubitavelmente, para a compreensão das alterações florísticas que tiveram lugar desde o Cretácico Inferior, onde predominavam os fetos e plantas com semente “não angiospérmicas” até ao Cretácico Superior onde passaram a dominar as angiospérmicas. Infelizmente, as informações provenientes dessas floras é algo limitada atendendo ao tipo de preservação dos restos vegetais fossilizados como impressões ou compressões finas. O material estudado por Carlos Teixeira não foi reutilizado ou analisado com mais detalhe em novos estudos paleobotânicos onde fossem utilizadas técnicas de investigação actuais e mais sofisticadas.

Posteriormente, passaram a ser desenvolvidos estudos palinológicos (pólenes e esporos) que trouxeram novos conhecimentos, de primordial importância, acerca das modificações que foram surgindo na flora cretácica portuguesa. A maior parte destes trabalhos incidiu, sobretudo, no estudo de palinofloras atribuídas ao Cretácico Superior de Portugal (*e.g.*, Diniz,

1967, Kedves & Diniz, 1967; Diniz *et al.*, 1974; Kedves & Pittau, 1979; Medus *et al.*, 1980; Medus, 1981; Batten, 1986). No entanto, foram desenvolvidos importantes estudos de palinofloras do Cretácico Inferior português (*e.g.*, Groot & Groot, 1962; Medus & Berthou, 1980; Hasenboehler, 1981; Pais & Reyre, 1981; Trincão, 1990; Heimhofer *et al.*, 2005, 2007). É de salientar que os mais antigos restos de angiospérmicas, identificados em território português, correspondem a pólenes encontrados dispersos no sedimento. Estes pólenes, atribuíveis a *Clavatipollenites hughesii* Couper são do Valanginiano e foram identificados em amostras do Porto da Calada, na Bacia Lusitaniana (Trincão, 1990).

Apesar das informações de significado científico fornecidas, dado que, a composição das palinofloras reflecte a constituição da vegetação contemporânea, os trabalhos de palinologia realizados depararam-se com sérias dificuldades no que concerne à resolução taxonómica. Muitas vezes, torna-se complicado determinar as afinidades sistemáticas dos palinomorfos (esporos e pólenes) encontrados dispersos nos sedimentos.

Nos tempos mais recentes foram descobertas importantes mesofloras, em depósitos continentais da Bacia Lusitaniana, que nos fornecem informações mais precisas e consistentes, acerca das relações sistemáticas das primeiras angiospérmicas, do que as macrofloras e palinofloras estudadas anteriormente. Estas mesofloras incluem restos vegetais (mesofósseis) em excelente estado de preservação, tais como, sementes, frutos, flores e estames de angiospérmicas (*e.g.*, Friis *et al.*, 1992, 1994, 1997, 1999, 2000a,b, 2003, 2004, 2006a, 2009b; von Balthazar *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2007).

As mesofloras portuguesas têm sido estudadas desde o Berriasiano ao Campaniano-Maastrichtiano. As mesofloras onde foram recolhidos mesofósseis mais antigos atribuídos a angiospérmicas datam do Barremiano superior-Aptiano inferior.

O excelente estado de conservação em que se encontram muitas destas estruturas reprodutivas, recolhidas nas diferentes mesofloras do Cretácico, tem possibilitado a realização de comparações com táxones da flora moderna e, bem assim, o estabelecimento de análises de relações sistemáticas e filogenéticas, o que se reveste de elevada importância na medida em que se torna possível tirar algumas ilações sobre aspectos da biologia reprodutiva das angiospérmicas durante o Cretácico.

As floras do Cretácico de Portugal e respectivas posições estratigráficas

Em Portugal, os principais depósitos sedimentares com restos de vegetais fósseis ocorrem no Algarve e nas regiões da Estremadura e da Beira Litoral (entre Torres Vedras e o Norte de Aveiro).

No Sul de Portugal, tais depósitos surgem em estreita faixa localizada ao longo da costa algarvia, têm origem marinha e datam do Cretácico Inferior (Rey, 1983). Até ao momento, não foram reconhecidas, nem descritas, macrofloras ou mesofloras provenientes do Cretácico algarvio mas, recentemente, foram feitos, naqueles depósitos, estudos palinológicos onde foi reconhecida a ocorrência de pólenes de angiospérmicas dispersos no sedimento, em unidades atribuídas ao Barremiano superior-Albiano médio (Heimhofer *et al.*, 2007).

Na zona Oeste de Portugal (Bacia Lusitaniana), todos os andares do Cretácico estão representados, desde o Berriasiano até ao Maastrichtiano, sendo constituídos por depósitos sedimentares marinhos e continentais. Nesta extensa área são abundantes as jazidas fossilíferas com restos de vegetais. As floras fósseis estudadas por Gaston de Saporta (1894) e Carlos Teixeira (1947, 1948) são provenientes da Bacia Lusitaniana. Os mesorrestos vegetais, recolhidos em jazigos fossilíferos

do Cretácico Inferior, nas zonas de Torres Vedras, Runa, Juncal, Leiria e Figueira da Foz, são particularmente importantes atendendo ao tipo informação que fornecem. Na parte Norte da Bacia Lusitaniana é particularmente comum a existência de depósitos continentais atribuídos ao Cretácico Superior com restos de vegetais em excelente estado de preservação. Mesofloras de extraordinária importância foram estudadas na área de Mira, Presa, Aveiro e Esgueira (e.g., Friis *et al.*, 1992, 2003; Schönenberger *et al.*, 2001).

É de salientar que, muitos dos afloramentos e barreiros, outrora explorados, nos diversos locais atrás mencionados, e que proporcionaram frutuosas colheitas, não se encontram actualmente acessíveis para a realização de novas prospecções.

As floras de angiospérmicas do Cretácico Inferior

Os níveis fossilíferos com restos de angiospérmicas do Cretácico Inferior, são abundantes, na Bacia Lusitaniana, e consistem, fundamentalmente, em sedimentos clásticos depositados em ambientes lacustres e fluviais.

É de referir a importante macroflora localizada entre Buarcos e Tavadre, onde Saporta (1894) descreveu cerca de dezoito espécies de angiospérmicas. Ulteriormente, Teixeira (1948) introduziu correcções na classificação feita por Gaston de Saporta e constatou existir um número inferior de espécies. Foram descritos cerca de dez táxones diferentes de angiospérmicas, merecendo destaque, *Braseniopsis venulosa* Saporta, semelhante a angiospérmicas da família Nymphaeaceae e *Aralia calomorpha* Saporta. Esta flora enquadra-se, provavelmente, no Membro de Calvaria da Formação de Figueira da Foz com idade atribuível ao Aptiano superior-Albiano inferior. Outra flora de elevado interesse paleobotânico, estudada pelo marquês de Saporta (1894), é a de Cercal, descoberta em formação geológica localizada

perto de Torres Vedras. Os elementos desta flora provêm de depósitos de origem lacustre a fluvial e incluem diversas formas com aparência aquática. É de salientar que desta flora são provenientes os mais antigos restos atribuídos a dicotiledóneas conhecidos na Europa. Quanto à idade, deve atribuir-se o jazigo do Cercal ao Albiano superior (Trincão, 1985). Foram descritos, pelo menos, três táxones de angiospérmicas com aspecto herbáceo, *Dicotylophyllum ceriforme* Saporta, *Hydrocotylephyllum lusitanicum* Teixeira e *Nymphaeites choffatii* (Saporta) Teixeira (Teixeira, 1948). A macroflora da Nazaré é considerada de idade mais recente do que a de Buarcos-Tavadre, pertencendo provavelmente ao Albiano Superior (Saporta, 1894; Teixeira, 1948; Dinis, 1999). Nos depósitos fossilíferos da Nazaré foram recolhidas e descritas por Saporta (1894) numerosas impressões de folhas pertencentes, maioritariamente, a angiospérmicas dicotiledóneas, nomeadamente, *Laurus palaeocretacica* Saporta.

Na zona de Torres Vedras, as sequências do Cretácico Inferior, que contêm várias intercalações argilosas com vegetais, foram inicialmente incluídas nos “Grés de Torres Vedras” (Zbyszewski *et al.*, 1955). Actualmente são consideradas várias formações situadas entre o Berriasiano e o Albiano (Rey, 1972; Rey *et al.*, 2006). Os mesofósseis vegetais recolhidos em níveis fossilíferos situados na parte inferior da Formação de Almargem, na região de Torres Vedras, a NE do Forte da Forca, possivelmente do Barremiano superior-Aptiano inferior, fazem parte da mesoflora de Torres Vedras. Aqui foram identificados os mais antigos mesofósseis de angiospérmicas. Esta mesoflora foi estudada por Friis *et al.* (1994, 1999, 2000a, 2004) que lhe atribui como idade provável o Barremiano superior-Aptiano inferior (Friis *et al.*, 2010). Foi identificada grande diversidade de estames, carpelos, flores, frutos e sementes de angiospérmicas, bem como pólenes atribuíveis a *Asteropollis* Hedlund & Norris, *Clavatipollenites* Couper,

Pennipollis Friis, Pedersen & Crane, *Retimonocolpites* e à nova espécie *Mayoa portugallica* Friis, Pedersen & Crane da família das aráceas. Foram ainda recolhidos mesofósseis atribuíveis a outros grupos de vegetais, nomeadamente, fragmentos de hepáticas, megasporos que incluem formas relacionadas com *Isoetes* Linnaeus e diversos táxones afins do género *Selaginella* Beauvois. Os fetos estão bem representados na flora de Torres Vedras, essencialmente, por megasporos pertencentes ao já extinto género *Arcellites* Miner, fragmentos foliares e clusters de esporos encontrados *in situ* em esporângios. Além disso, identificaram-se sementes e pequenos ramos de coníferas e, bem assim, diversas sementes relacionadas com o grupo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales (Rydin *et al.*, 2006; Friis *et al.*, 2007, 2009a).

Alguns dos táxones identificados na mesoflora de Torres Vedras foram reconhecidos noutras mesofloras do Cretácico Inferior, no entanto, a mesoflora de Torres Vedras é nitidamente diferente das restantes, sobretudo, no que diz respeito às angiospérmicas (Friis *et al.*, 1999, 2010).

Noutros locais da região de Torres Vedras foram ainda reconhecidos níveis fossilíferos com significado mas, nenhuma das mesofloras se mostrou ser tão diversa como a mesoflora recolhida a NE do Forte da Forca. Gaston de Saporta (1894) também descreveu algumas macrofloras provenientes da região de Torres Vedras mas, em nenhuma delas foram identificados restos de angiospérmicas.

Na localidade de Catefica, a cerca de 4 km SSE de Torres Vedras, encontra-se um afloramento fossilífero de excelência onde aparecem níveis argilosos com restos carbonosos, intercalados no seio de arenitos. Foi identificada mesoflora com mesofósseis de angiospérmicas e “não angiospérmicas” muito bem conservados. Estes níveis fossilíferos integram-se na Formação de Almargem cuja idade atribuída oscila entre o Barremiano superior e o Cenomaniano inferior (Rey, 1993). Segundo J.L. Dinis

(comunicação pessoal), os níveis fossilíferos de Catefica encontram-se, provavelmente, alojados na base do Membro Superior da Formação de Almargem, o que lhes confere a idade provável de Aptiano superior-Albiano inferior. Nesta mesoflora, geograficamente próxima de Torres Vedras, foram identificados diversos restos de vegetais fósseis bem preservados atribuíveis a angiospérmicas, tais como, sementes, frutos, flores e estames com grãos de pólen *in situ*, restos de coníferas da família das cheirolepidiáceas, atribuíveis ao género *Pseudofrenelopsis* Nathorst, bem como, numerosos fragmentos de fetos e hepáticas (Friis *et al.*, 1999). Apesar da vizinhança geográfica, a mesoflora de Catefica apresenta mais semelhanças, em termos de composição e diversidade, com outras mesofloras mais modernas, identificadas na parte Norte da Bacia Lusitaniana, do que com a mesoflora de Torres Vedras. Porém, existe alguma similitude com a mesoflora de Torres Vedras o que poderá significar que a de Catefica é um pouco mais antiga (Friis *et al.*, 2010).

A maior parte das mesofloras portuguesas, estudadas na Bacia Lusitaniana, têm idade provável atribuída ao Aptiano superior-Albiano inferior. Neste intervalo enquadram-se as mesofloras de Buarcos, Catefica, Famalicão, Vale de Água e Vila Verde, cuja composição parece indicar que estas não são exactamente contemporâneas.

Na mesoflora de Buarcos, localizada no complexo pertencente aos “Arenitos do Carrascal”, foi recolhida amostra rica de mesofósseis, com estrutura tridimensional bem preservada, atribuíveis a angiospérmicas, tais como, anteras, flores, frutos e sementes e, bem assim, restos de coníferas da família das cheirolepidiáceas (Friis *et al.*, 1999). Estudos palinológicos realizados com material recolhido nestes depósitos parecem indicar idade Barremiano-Aptiano (Pais & Reyre, 1981) mas, esta mesoflora, que partilha táxones com a flora de Famalicão, sugere datação um pouco mais moderna (Friis *et al.*, 2010).

A mesoflora do Aptiano superior-Albiano inferior que apresenta maior diversidade é a de Famalicão, localizada abaixo do Membro de Calvaria da Formação de Figueira da Foz, com idade provável atribuída ao Aptiano superior, na qual foram identificados mesofósseis de angiospérmicas, tais como, frutos, sementes, flores e alguns estames (Friis *et al.*, 1999).

A principal diferença que existe entre a mesoflora de Torres Vedras e as mesofloras do Aptiano superior-Albiano inferior reside na maior diversidade de angiospérmicas e nas maiores dimensões dos frutos e sementes que estas últimas apresentam (Eriksson *et al.*, 2000). Em todas as floras do Cretácico Inferior estudadas na Bacia Lusitaniana, predominam as angiospérmicas produtoras de pólenes monocolpados. Na mesoflora de Torres Vedras e nas do Aptiano superior-Albiano inferior, os frutos são predominantemente monocarpelares e contêm no interior uma única semente conforme se verifica, por exemplo, em frutos de *Anacostia portugallica* Friis, Crane & Pedersen, provenientes das mesofloras de Buarcos, Famalicão e Vale de Água e *Anacostia teixeirae* Friis, Crane & Pedersen, descritos nas mesofloras de Famalicão e Buarcos (Friis *et al.* 1997, 1999). No entanto, nestas existem claros indícios da ocorrência de frutos com várias sementes, como se pode constatar a partir da descrição de *Monethianthus mirus* Friis, Pedersen, von Balthazar, Grimm & Crane, proveniente de Vale de Água, afim das Nymphaeales (Friis *et al.*, 2009b). É de referir que, duas outras espécies atribuíveis ao extinto género *Anacostia* foram descritas por Friis *et al.* (1997) em duas mesofloras do Cretácico Inferior nos Estados Unidos da América do Norte.

À semelhança do que acontece na mesoflora de Torres Vedras, os restos de angiospérmicas dicotiledóneas são raros nas restantes mesofloras do Cretácico Inferior de Portugal. Nas mesofloras de Buarcos, Vila Verde e Ançã, não foram identificados restos de dicotiledóneas. No entanto, na de Famalicão foram reconhecidos três tipos

diferentes de pólenes tricolpados associados a frutos de dicotiledóneas. Na de Catefica, foram identificados pólenes tricolpados associados a fragmentos de estames e a coprólitos (Friis *et al.*, 2010).

Mais rica de angiospérmicas dicotiledóneas parece ser a mesoflora de Vale de Água, atribuível ao Aptiano superior-Albiano inferior, onde foram identificados *in situ* diversos pólenes tricolpados quer em estames isolados, quer em flores de *Teixeiraea lusitanicum* von Balthazar, Pedersen & Friis, provavelmente relacionada com a Ranunculales (von Balthazar *et al.*, 2005), e também em flores unissexuais de *Lusistemon striatus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis e *Lusicarpus planatus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis, possivelmente, afins das Buxales (Pedersen *et al.*, 2007). Os pólenes tricolpados e estriados observados *in situ* nestas flores apresentam estreitas semelhanças com os pólenes dispersos identificados em sedimentos do Aptiano médio do Egipto.

Nas mesofloras do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana foram também recolhidas sementes e outras estruturas reprodutoras, provenientes de plantas “não angiospérmicas” atribuídas ao grupo das Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales (grupo BEG). Estas plantas foram contemporâneas das primeiras angiospérmicas e têm sido intensamente estudadas (Friis & Pedersen, 1996; Rydin *et al.*, 2006; Friis *et al.*, 2007; Mendes *et al.*, 2008a, b; Friis *et al.*, 2009a; Mendes *et al.*, 2010). Em secção subsequente será dada particular atenção a este grupo de plantas.

As floras de angiospérmicas do Cretácico Superior

As mesofloras do Cretácico Inferior e Superior de Portugal apresentam composição claramente distinta. Estas diferenças poderão ser atribuídas ao processo de radiação e diversificação das angiospérmicas dicotiledóneas que terá ocorrido nos meados

do Cretácico (Friis *et al.*, 2010). As marcadas alterações registadas nas mesofloras do Cretácico Superior de Portugal, também ocorrem em floras estudadas noutras áreas do globo (Magallón *et al.*, 1999; Crepet *et al.*, 2004; Friis *et al.*, 2006a, b). Os restos de vegetais fósseis recolhidos na Bacia Lusitaniana demonstram claramente que a diversidade de angiospérmicas aumentou na parte terminal do Cretácico Inferior e que este processo de radiação teve continuidade no Cretácico Superior. A distribuição dos táxones de angiospérmicas no Cretácico Inferior de Portugal, parece indicar, com algum grau de probabilidade, que a ocorrência das angiospérmicas, na vegetação do Cretácico Inferior seguiu um padrão irregular (Friis *et al.*, 2010).

Os jazigos de vegetais do Cretácico Superior afloram na parte Norte da Bacia Lusitaniana, na região da Beira Litoral. As macrofloras estudadas próximo de Vila Flor, Buçaco, Vale da Madeira (Teixeira, 1950) e, bem assim, de Vila Verde são provavelmente mais antigas do que as de Mira, Presa, Aveiro e Esgueira (Saporta, 1894; Lima, 1900; Teixeira, 1946; Lauverjat & Pons, 1978), cuja idade corresponderá, provavelmente, ao Campaniano-Maastrichtiano. As relações sistemáticas existentes entre os macrorrestos recolhidos nestas floras não foram estudadas em detalhe nem foram reexaminadas.

Estudos palinológicos realizados em sedimentos recolhidos no Norte da Bacia Lusitaniana, incluindo a região de Vila Flor, atribuem aqueles depósitos fossilíferos ao Cenomaniano superior (Kedves & Diniz, 1981). Nestas floras do Cretácico Superior encontram-se bem documentados os pólenes do grupo dos Normapolles. Os mais antigos provêm do Cenomaniano da localidade de Vila Flor onde Kedvez & Diniz (1981) descreveram mais de vinte espécies atribuíveis a cinco géneros diferentes: *Bolchovitinaepollenites* Kedvez & Diniz; *Laingipollenites*; *Medisipollenites* Kedvez & Diniz; *Samoilovichaepollenites* Kedvez & Diniz e *Vilaflorpollenites* Kedvez & Diniz.

Outras análises palinológicas, que possibilitaram a identificação de pólenes de angiospérmicas, foram realizadas em sedimentos do Turoniano das regiões de Tentúgal, Carrajão e Requeixo (Medus *et al.*, 1980) e, também, noutros níveis fossilíferos mais recentes identificados nas regiões de Presa, Aveiro e Esgueira (Kedves & Diniz, 1967; Kedves & Hegedüs, 1975; Kedves & Pittau, 1979; Medus, 1981; Batten & Morrison, 1987), onde foram identificados diversos táxones do grupo dos Normapolles (Medus *et al.*, 1980).

Duas importantes mesofloras do Cretácico Superior foram estudadas na parte mais a Norte da Bacia Lusitaniana, em Mira e em Esgueira a Este de Aveiro. Os depósitos fossilíferos de Mira deram importantes restos vegetais de angiospérmicas e pertencem, provavelmente, ao Campaniano-Maastrichtiano (Barbosa, 1981; Friis *et al.*, 1992). As amostras provenientes desta jazida ainda se encontram em estudo e apenas um reduzido número de flores está formalmente descrito. Nos níveis de Esgueira foi estudada mesoflora rica, com restos bem preservados de angiospérmicas (Friis *et al.*, 1992).

Os pólenes encontrados *in situ* nas diversas estruturas reprodutoras de angiospérmicas, recolhidas nas diferentes mesofloras do Cretácico Superior, são predominantemente tricolpados e tricolporados, ou seja, possuem três aberturas germinativas.

As Rosídeas encontram-se bem representadas nas mesofloras do Cretácico Superior estudadas na Bacia Lusitaniana por flores de angiospérmicas dicotiledóneas produtoras de pólenes do grupo dos Normapolles. Algumas destas flores uni e bissexuais constituem achados paleobotânicos de significativa importância filogenética e encontram-se formalmente descritas. Na mesoflora de Mira foram descritas flores de *Normanthus miraensis* Schönenberger, Pedersen & Friis (Schönenberger *et al.*, 2001), *Endressianthus miraensis* Friis, Pedersen & Schönenberger e *Endressianthus foveolatus* Friis, Pedersen & Schönenberger (Friis *et al.*, 2003) nas quais

se observaram *in situ* pólenes do grupo dos Normapolles. É de salientar a importância destes fósseis de *Endressianthus*, provenientes de Mira, que representam as primeiras flores unissexuais produtoras de pólenes do complexo dos Normapolles.

Na mesoflora de Esgueira, as flores de Rosídeas do Cretácico Superior também se encontram muito bem representadas. Dela provém a flor de *Esgueira adenocarpa* Friis, Pedersen & Crane, semelhante a *Esgueira miraensis* descrita na mesoflora de Mira (Friis *et al.*, 1992), ambas relacionadas com as combretáceas. É de referir que outras espécies do género *Esgueira* foram posteriormente descritas no Cretácico Superior do Japão (Takahashi *et al.*, 1999) e que as flores recolhidas em Mira apresentam semelhanças com outras descritas noutros locais da Europa e na América do Norte (Friis *et al.*, 2010).

As Ericales também se encontram dispersas nas mesofloras do Cretácico Superior de Portugal, representadas por pequenas flores e diversos frutos (Friis *et al.*, 2010).

Nas numerosas flores descritas nas mesofloras do Cretácico Superior de Portugal, constatou-se que o perianto e o gineceu se apresentam cobertos por abundantes tricomas e pêlos glandulares. Esta ocorrência de tricomas poderá ser indicadora da existência de condições ambientais extremas nos locais de crescimento destas plantas. Por outro lado, também se identificaram mesofósseis incarbonizados pela acção do fogo o que poderá indicar a presença de uma estação seca e clima quente (Friis *et al.*, 2010).

As mesofloras de Mira e de Esgueira desenvolveram-se, provavelmente, em ambientes costeiros, nos quais as plantas estiveram sujeitas a condições de stress hídrico ou salino (Bocherens *et al.*, 1993). Por outro lado, na mesoflora de Esgueira são abundantes macrorrestos de coníferas da família das cheirolepidiáceas, nomeadamente, *Frenelopsis oligostomata* (Romariz) Alvin, plantas típicas de ambientes xerofíticos localizados junto à costa. Estes dados e as

análises sedimentológicas parecem indicar que a flora de Esgueira se desenvolveu nas proximidades da linha de costa (Pons *et al.*, 1980; Ribeiro *et al.*, 1980; Batten & MacLennan, 1984).

Diversificação ecológica das angiospérmicas

Os fósseis de vegetais recolhidos na Bacia Lusitaniana permitem documentar, de forma clara e inequívoca, a presença de angiospérmicas cerca do Barremiano superior-Aptiano inferior. Os estudos realizados nas diferentes floras do Cretácico de Portugal parecem ser concordantes com os trabalhos desenvolvidos com floras espanholas de idade equivalente (Diéguez *et al.*, 2010).

Estudos preliminares, envolvendo a realização de comparações de numerosas angiospérmicas fósseis com diversas formas da flora moderna, permitem concluir que grande parte das primeiras angiospérmicas corresponderiam a plantas de porte herbáceo e a pequenos arbustos, que constituíam o coberto vegetal formando bosques nos diferentes ecossistemas, surgindo ulteriormente as angiospérmicas com porte arbóreo (Friis *et al.*, 2006a).

Os restos fossilíferos das primeiras angiospérmicas indicam que a ocorrência de plantas aquáticas estabeleceu-se cedo nas floras do Cretácico. Nas floras portuguesas foram identificadas diversas formas relacionadas com as Nymphaeales existentes na flora moderna.

Em Mira e Esgueira foi documentada a existência de diversas flores com pólenes do grupo dos Normapolles. A estrutura e a organização das flores, assim como, a morfologia e as dimensões dos pólenes indicam, indubitavelmente, que nestas plantas do complexo dos Normapolles existia polinização anemófila (Friis *et al.*, 2006b). Corresponderiam, possivelmente, a pequenas árvores que se desenvolviam em ambientes abertos na presença de clima sazonal com

estação quente e seca onde ocorriam, possivelmente com frequência, fogos florestais (Friis *et al.*, 2010).

Nas mesofloras de Torres Vedras, Catefica, Vale de Água, Famalicão e Buarcos, foram identificados cerca de cinquenta e quatro tipos de pólenes de angiospérmicas. De entre estes, apenas os atribuíveis a *Asteropollis* estão presentes nestas cinco mesofloras do Cretácico Inferior. Por outro lado, estes *Asteropollis* eram produzidos em grande quantidade no interior de sacos polínicos largos, em que a deiscência das anteras teria lugar mediante a abertura de fendas longitudinais. Estas características estão normalmente associadas ao processo de polinização anemófila nos táxones da flora moderna (Friis *et al.*, 1999). Além disso, os *Asteropollis* identificados nas mesofloras do Cretácico Inferior, bem como, as estruturas reprodutoras a eles associadas, são comparáveis aos produzidos pelas flores do actual género *Hedyosmum*, em que a polinização ocorre por acção do vento (Endress, 1987).

Nas angiospérmicas do Cretácico Inferior a polinização entomófila parece ter sido muito comum. Esta ideia é claramente reforçada através da morfologia dos estames e pela ocorrência frequente de certos pólenes associados a coprólitos. Por outro lado, os sacos polínicos eram pequenos, evidenciando baixa taxa de produção de pólenes (Friis *et al.*, 2006a). Estas características poderão indicar que, nestas plantas, a polinização era realizada pela acção dos insectos (Endress, 1996). O processo de dispersão dos pólenes parece ter sido condicionado pela baixa estatura das primeiras angiospérmicas, pelo que, o hábito de crescimento herbáceo e arbustivo e, bem assim, a polinização entomófila, presente nestas plantas, poderão ter contribuído para a existência de um conteúdo polínico baixo nas palinofloras do Cretácico Inferior. Estas interpretações parecem ser concordantes com a marcada discrepância que existe entre a grande variedade de mesofósseis de angiospérmicas recolhidos nas diferentes

mesofloras estudadas e o baixo número de pólenes de angiospérmicas identificados nas palinofloras correspondentes (Friis *et al.*, 2006a). No entanto, é de realçar que nos depósitos fossilíferos de Buarcos, que deram rica mesoflora de angiospérmicas, foram identificados mais de cem táxones (Friis *et al.*, 1999) mas, na palinoflora proveniente desta jazida apenas foram reconhecidos dois tipos de pólenes de angiospérmicas atribuíveis a *Clavatipollenites* e *Asteropollis* (Pais & Reyre, 1981), ambos produzidos, provavelmente, por plantas polinizadas pela acção do vento (Friis *et al.*, 2006a).

A abundância de mesofósseis vegetais atribuíveis a angiospérmicas, nas diversas floras portuguesas, sugere que estas plantas terão sido componente importante da vegetação do Cretácico Inferior localizada nas proximidades do ambiente deposicional. Por outro lado, o excelente estado de preservação de estruturas sensíveis e delicadas, tais como, pequenas flores, sugere a inexistência ou a ocorrência de transporte pouco significativo. Nas mesofloras estudadas, os macrorrestos de angiospérmicas, nomeadamente, caules e folhas, são muito raros. Estas observações poderão ser consistentes com a hipótese de que as primeiras angiospérmicas terão correspondido a plantas pouco consistentes, de porte herbáceo e arbustivo (Friis *et al.*, 1999).

A posição sistemática de muitas das flores, frutos e sementes das angiospérmicas fósseis recolhidas nas diferentes mesofloras da Bacia Lusitaniana permanece por esclarecer. A partir do Albiano, as angiospérmicas são mais facilmente relacionáveis com as famílias de angiospérmicas da flora moderna. Por outro lado, nesta altura, as plantas com flor tornaram-se mais abundantes nas mesofloras e apresentam distribuição geográfica mais abrangente, o que poderá ser reflexo de uma expansão filogenética e ecológica durante os meados do Cretácico (Friis *et al.*, 2006a). A partir do Cretácico Superior as angiospérmicas passaram a dominar os diferentes ecossistemas

terrestres à escala global (Crane & Lidgard, 1989).

A sucessão das mesofloras do Cretácico Inferior do grupo Potomac, nos Estados Unidos da América do Norte, bem como, as mesofloras do Cretácico Superior descritas noutras áreas do globo, apresentam um padrão evolutivo muito semelhante ao observado nas mesofloras portuguesas. Além disso, no Cretácico Inferior, são muitos os táxones comuns nas mesofloras de Portugal e dos Estados Unidos da América do Norte. No entanto, no Cretácico Superior, as assimetrias acentuam-se e passa a existir uma marcada diferença entre as mesofloras portuguesas e as mesofloras do centro e do Norte da Europa, o que constitui um provável reflexo das diferenças climáticas e ambientais (Friis *et al.*, 2010).

Gimnospérmicas do grupo das Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales

Os estudos das mesofloras do Cretácico Inferior, provenientes dos depósitos fossilíferos localizados na Bacia Lusitaniana (Portugal) e, bem assim, no Grupo Potomac (Estados Unidos da América do Norte), proporcionaram a descoberta de numerosas estruturas reprodutoras de angiospérmicas, muito bem preservadas, que contribuíram significativamente para o conhecimento e compreensão das relações filogenéticas e da biologia das primeiras plantas com flor.

Nestas mesofloras do Cretácico Inferior encontram-se, muito bem representados, outros restos de vegetais fósseis que correspondem a sementes e a órgãos produtores de pólenes atribuíveis a plantas extintas pertencentes ao grupo das gimnospérmicas (Pedersen *et al.*, 1989; Friis *et al.*, 1996, 2007, 2009a; Rydin *et al.*, 2006; Mendes *et al.*, 2008a, 2008b, 2010).

É de salientar que, alguns destes grupos de gimnospérmicas já desaparecidos parecem estar mais próximos das angiospérmicas do

que das coníferas, das cicadófitas ou das Gnetales (Crane *et al.*, 2004). Neste sentido, o estudo das sementes e dos órgãos produtores de pólenes, atribuíveis a estas plantas reveste-se de elevada importância, dado que, poderá contribuir significativamente para o esclarecimento e compreensão de vários aspectos relacionados com a evolução das estruturas reprodutoras das angiospérmicas (*e.g.*, estames, óvulos e carpelos). Além disso, o estudo destas estruturas reprodutoras tem interesse paleoecológico, de considerável significado, dado que, estas plantas co-existiram com as primeiras angiospérmicas, ocupando ecossistemas com características ambientais semelhantes (Friis *et al.*, 2009a).

Algumas destas estruturas de gimnospérmicas assemelham-se, ainda que superficialmente, a flores de angiospérmicas, determinadas formas parecem autênticos carpelos e são comparáveis às sementes das Gnetales e das Erdtmanithecales (Friis *et al.*, 1994; Rydin *et al.*, 2006).

Estas sementes, de pequena dimensão, são basicamente constituídas por três tecidos distintos. O tecido mais interno corresponde ao nucelo, que se apresenta preservado sob a forma de uma delicada película. O nucelo encontra-se envolvido por um fino tecido de natureza membranosa, o tegumento interno, formado por células de paredes finas. A envolver externamente o tegumento interno encontra-se uma camada resistente de tecido esclerenquimatoso que constitui o envelope da semente (Friis *et al.*, 2007).

O tegumento interno e o envelope externo são livres em toda a sua extensão e apenas se encontram unidos na base das sementes. Na porção superior das sementes, o tegumento interno não se encontra unido ao nucelo terminando num longo e estreito tubo micropilar. Nalgumas sementes pertencentes a este grupo de plantas extintas, foram observadas porções residuais de tecido parenquimatoso, na superfície externa do involúcro esclerenquimatoso, sugerindo que o envelope das sementes tinha uma fina

cobertura exterior constituída por tecido carnudo (Friis *et al.*, 2007).

Apenas nas extintas Erdtmanithecates e Bennettitales, bem como, nas actuais e extintas Gnetales, se conhece a existência de sementes com a estrutura anatómica anteriormente descrita. Nos três géneros actuais atribuíveis às Gnetales, o tegumento interno é fino encontrando-se, em boa parte, unido ao nucelo. Nas sementes de *Ephedra* Linnaeus e *Welwitschia* J.D. Hooker, o tegumento interno encontra-se envolvido por um envelope mas, nas sementes de *Gnetum* Linnaeus existem dois envelopes (Martens, 1971). Nas de *Ephedra*, as células que envolvem o canal micropilar são pequenas e uniformes. No estado máximo de maturação, o canal micropilar encontra-se fechado devido ao preenchimento por secreção mucilaginosa (Thoday & Berridge, 1912). Nas sementes de *Gnetum* e *Welwitschia*, e nalgumas sementes fósseis afins, o canal micropilar encontra-se aberto na porção distal mas, obstruído nas regiões mediana e proximal, por um tecido multicelular formado a partir do tegumento interno que envolve o nucelo (Berridge, 1911; Martens, 1971).

Nas sementes actuais de *Ephedra* o envelope esclerenquimatoso é constituído por duas, três ou quatro valvas, dependendo, possivelmente, do número sementes formadas em cada cone e das espécies em causa.

Estudos realizados em mesofloras do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana (Portugal) e da Virginia (Estados Unidos da América do Norte) permitiram a identificação de pequenas sementes fósseis atribuíveis ao género *Ephedra*, muito semelhantes às que existem na flora moderna. As sementes de *Ephedra portugallica* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, provenientes da mesoflora de Buarcos, de idade Aptiano superior-Albiano inferior, e de *Ephedra drewriensis* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, recolhidas na mesoflora de Drewry's Bluff, do Aptiano inferior, possuem um envelope constituído por quatro valvas. Estas sementes são mais pequenas do que

as da flora moderna, apresentam forma, predominantemente, ovóide a elíptica, base arredondada e região micropilar pontiaguda. Nestas sementes é característica a existência de papilas nas paredes internas do canal micropilar, que servem para suportar o tubo micropilar. Nas espécies fósseis descritas foram observados, no interior do micrópilo, distintos pólenes poliplicados, muito semelhantes aos produzidos pelas plantas do género *Ephedra* da flora moderna (Rydin *et al.*, 2006).

Na mesoflora de Buarcos, do Aptiano superior-Albiano inferior, foram recolhidas sementes fósseis, atribuíveis à espécie *Ephedrispermum lusitanicum* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, nas quais se observou a presença de pólenes poliplicados no micrópilo, algo semelhantes aos produzidos pelas plantas do género *Ephedra* mas, com menor número de *plicae*. Nestas sementes, as células esclerenquimatosas, que integram a camada interna do envelope, apresentam orientação transversal distinta e não existem papilas na superfície interna do envelope (Rydin *et al.*, 2006).

Outras sementes fósseis, pertencentes ao grupo das extintas Erdtmanithecates, foram formalmente descritas em floras do Cretácico Inferior e atribuídas às espécies *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane & Friis, recolhidas na mesoflora de Bornholm (Dinamarca), de idade Berriasiano-Valanginiano (Pedersen *et al.*, 1989) e *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais, provenientes da mesoflora de Vale Painho, Juncal (Bacia Lusitaniana, Portugal), cuja idade provável corresponde ao Berriasiano (Mendes *et al.*, 2008a). Pelo seu aspecto, dimensões e estrutura anatómica tanto as formas nórdicas como as portuguesas aproximam-se grandemente das referidas anteriormente. Estas sementes têm forma ovóide a elipsóide, a base é arredondada, apresentam distinto ápice micropilar pontiagudo e possuem envelope externo constituído por três valvas. No entanto, as formas do género *Erdtmanispermum* distinguem-se claramente das sementes de

Ephedra (actuais e extintas), pela presença de pólenes do tipo *Eucommiidites* Erdtman no micrópilo, pela inexistência de papilas na superfície interna do envelope da semente, na zona do canal micropilar e, pelo facto das células esclerenquimatosas que constituem o envelope externo serem bastante mais pequenas (Rydin *et al.*, 2006).

Incluem-se, também, na ordem das Erdtmanithecales diversas estruturas masculinas produtoras de pólenes do tipo *Eucommiidites*.

Nas floras portuguesas, do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana, foram descritas *Eucommiitheca hirsuta* Friis & Pedersen, recolhida na mesoflora de Vila Verde, com idade atribuível ao intervalo Aptiano superior-Albiano inferior (Friis & Pedersen, 1996) e *Erdtmanitheca portucalensis* Mendes, Pais, Pedersen & Friis, proveniente da rica mesoflora de Vale de Água, cuja idade corresponde ao Aptiano superior-Albiano inferior (Mendes *et al.*, 2010). Nos Estados Unidos da América do Norte, já havia sido anteriormente descrita, por Pedersen *et al.* (1989), uma estrutura masculina produtora de pólenes do tipo *Eucommiidites*, muito semelhante a *Erdtmanitheca portucalensis*. Trata-se de *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane & Friis da mesoflora de Arthurs Bluff, no Texas, com idade Cenomaniano inferior. No Cretácico Superior da Eslováquia, na mesoflora de Brezany, cuja idade corresponde ao Cenomaniano, foi descrita *Bayeritheca hughesii* Kvaček & Pacltová. A estrutura descrita, também corresponde a um órgão masculino produtor de pólenes do tipo *Eucommiidites* (Kvaček & Pacltová, 2001). Os órgãos *Eucommiitheca hirsuta* e *Bayeritheca hughesii* possuem unidades microsporangíadas e esporângios (sacos polínicos) semelhantes mas, o arranjo destas unidades é diferente nas duas espécies. Em *Bayeritheca hughesii* as unidades microsporangíadas encontram-se densamente arrumadas e apresentam disposição verticilada originando uma estrutura semelhante a um cone alongado

(Kvaček & Pacltová, 2001). Esta espécie eslovaca é bastante semelhante e às duas formas de *Erdtmanitheca* no que diz respeito ao arranjo das unidades microsporangíadas. No entanto, *Erdtmanitheca* possui esporângios maiores do que *Bayeritheca* e a forma geral esférica contrasta com o aspecto alongado e cónico de *Bayeritheca hughesii* (Kvaček & Pacltová, 2001). Por sua vez, *Erdtmanitheca* distingue-se de *Eucommiitheca* devido à forma esférica e pelo facto de possuir sacos polínicos de maior dimensão (Friis & Pedersen, 1996).

É de salientar que, apesar da boa representação nas mesofloras do Cretácico da Europa e da América do Norte, estes órgãos masculinos, produtores de pólenes do tipo *Eucommiidites*, nunca foram encontrados em associação com sementes de *Erdtmanispermum*.

Na mesoflora de Vale Painho, além das sementes de *Erdtmanispermum juncalense*, foram recolhidas outras sementes de gimnospermicas que apresentam plano de organização estrutural muito semelhante ao das sementes do grupo das Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales. Estas sementes portuguesas foram descritas por Mendes *et al.* (2008b) e atribuídas ao novo género e espécie *Raunsgaardispermum lusitanicum* Mendes, Pais & Friis. Têm forma ovóide a elíptica e, à semelhança das formas referidas anteriormente, apresentam região micropilar pontiaguda distinta. O envelope da semente é constituído por tecido esclerenquimatoso e encerra o fino tegumento interno que, por sua vez, envolve o nucelo. Estas sementes distinguem-se de todas as outras, já referidas, pelo facto de possuírem um envelope constituído por duas valvas, ornado por finas estrias longitudinais distintamente bifurcadas (Mendes *et al.*, 2008b). Estas formas, atribuídas a *Raunsgaardispermum lusitanicum*, aproximam-se grandemente das sementes de *Ephedra* (Gnetales), porque possuem papilas na face interna do envelope da semente que envolve o tubo micropilar. Porém, nestas sementes não se observaram

pólenes poliplicados, típicos de efedróides, no micrópilo da semente. Os grãos de pólen são monossulcados e assemelham-se bastante aos das Bennettitales, nomeadamente, *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward e *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel & Schaarschmidt (Mendes *et al.*, 2008b).

Recentemente, foram descritas por Friis *et al.* (2009a) sementes recolhidas em depósitos do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana (Portugal) e do Grupo Potomac (América do Norte). Estas sementes de gimnospérmicas apresentam organização anatómica bastante próxima das anteriormente referenciadas e foram atribuídas a novos táxones afins das Bennettitales, Erdtmanithecates e Gnetales.

Na mesoflora de Torres Vedras, de idade Barremiano superior-Aptiano inferior, e na mesoflora de Buarcos, com idade atribuível ao Aptiano superior-Albiano inferior, foram descritas sementes atribuíveis ao novo género e espécie *Buarcospermum tetragonium* Friis, Pedersen & Crane (Friis *et al.*, 2009a).

Na mesoflora de Catefica, com idade provável correspondente ao Aptiano superior-Albiano inferior, foram identificadas diversas sementes, em excelente estado de preservação, atribuíveis a *Buarcospermum tetragonium*, bem como, aos novos táxones *Lobospermum rugosum* Friis, Pedersen & Crane, *Lobospermum glabrum* Friis, Pedersen & Crane e *Lignierispermum maroneae* Friis, Pedersen & Crane (Friis *et al.*, 2009a).

Formas muito semelhantes às portuguesas foram recolhidas na mesoflora de Puddledock, nos Estados Unidos da América do Norte, com idade atribuída ao Albiano inferior ou médio. Na mesoflora de Puddledock identificaram-se sementes de *Lignierispermum maroneae* e *Lobospermum rugosum* e foram descritos os novos táxones *Lobospermum stampanonii* Friis, Pedersen & Crane e *Rugonella trigonospermum* Friis, Pedersen & Crane (Friis *et al.*, 2009a).

As sementes de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* são semelhantes às das Gnetales no que diz

respeito à organização geral mas, apresentam diferenças ao nível de detalhes estruturais. As de *Lobospermum rugosum* e *Rugonella* aproximam-se grandemente de certas sementes de *Ephedra* pelas semelhanças que apresentam ao nível da ornamentação externa. Por outro lado, as de *Ephedra* são semelhantes às de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella*, dado que, apresentam formas com três e quatro valvas nos diferentes táxones. No entanto, estes quatro géneros fósseis distinguem-se claramente de *Ephedra* ao apresentarem um característico mecanismo de oclusão celular a nível do canal micropilar e pela ausência de papilas na face interna do envelope na região micropilar (Friis *et al.*, 2009a).

As sementes das Erdtmanithecates assemelham-se às de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* a nível da organização estrutural geral. À semelhança do que acontece nas sementes de *Erdtmanispermum*, as destes quatro géneros não possuem papilas em redor do tubo micropilar. No entanto, as de *Erdtmanispermum* diferenciam-se das de *Buarcospermum*, *Lignierispermum* e *Lobospermum*, fundamentalmente, pela forma triangular, assinalada pela presença de três suturas longitudinais (Friis *et al.*, 2009a).

Até ao momento, não foram identificadas sementes atribuíveis às extintas Bennettitales, nas mesofloras portuguesas do Cretácico Inferior. No entanto, noutras floras europeias, nomeadamente, na flora de Vaches-Noires, de idade Albiano, foram recolhidas sementes mineralizadas de Bennettitales, atribuíveis a *Cycadeoidea morierei* (Saporta & Marion) Seward, descritas em detalhe por Lignier (1894).

O plano de organização estrutural das sementes de Bennettitales aproxima-se bastante daquele que se observa em Erdtmanithecates e Gnetales. Porém, existem, actualmente, dois modelos distintos em discussão. Rothwell & Stockey (2002) admitem que nas Bennettitales, o nucelo surge envolvido apenas por um tegumento

interno, sem invólucros adicionais. No entanto, para outros investigadores, as sementes de Bennettitales, apresentam dois envelopes, ou seja, o nucelo apresenta-se envolvido por um fino tegumento interno que, por sua vez, está rodeado por envelope adicional. Este segundo modelo, que parece ser o mais ajustado, é claramente suportado pela comparação detalhada de sementes mineralizadas de *Cycadeoidea morierei* com as sementes de Erdtmanithecates, Gnetales, *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* (Friis *et al.*, 2009a). Nas sementes de *Cycadeoidea morierei* existe um envelope esclerenquimatoso característico constituído por três camadas distintas. Apesar das diferenças existentes ao nível da anatomia tecidual, este envelope externo corresponde ao envelope das sementes de *Ephedra* e das sementes de *Buarcospermum*, *Ephedrispermum*, *Erdtmanispermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum*, *Raunsgaardispermum* e *Rugonella*. O envelope externo de *Cycadeoidea morierei* envolve um tecido interno fino, o tegumento interno, que se prolonga por um longo e estreito tubo semelhante ao canal micropilar observado

nas sementes de Gnetales, Erdtmanithecates e afins. Por sua vez, o tegumento interno encerra o nucelo da semente (Friis *et al.*, 2009a). O mecanismo de oclusão celular, existente ao nível do canal micropilar, existente nas sementes de *Buarcospermum* e *Lignierispermum*, também se encontra presente nas de *Cycadeoidea morierei* (Friis *et al.*, 2009a).

A típica estrutura evidenciada por todas estas sementes de gimnospérmicas referenciadas e, bem assim, as fortes analogias existentes entre as de *Buarcospermum*, *Ephedra*, *Ephedripites*, *Erdtmanispermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum*, *Raunsgaardispermum*, *Rugonella* e de algumas Bennettitales, sugerem, claramente, a existência de um complexo de plantas extintas, estreitamente relacionadas em termos filogenéticos. Estas sementes de Bennettitales, Erdtmanithecates e Gnetales, bem como, outras afins, amplamente representadas nos ecossistemas do Cretácico Inferior e contemporâneas das primeiras angiospérmicas, parecem constituir um grupo monofilético, actualmente designado por grupo BEG, estabelecido por Friis *et al.* (2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os afloramentos do Cretácico Inferior de Portugal são particularmente ricos de depósitos fossilíferos com restos de vegetais que documentam as alterações da vegetação neste período crítico na História da Terra em que ocorreu a primeira grande radiação das angiospérmicas.

Nos últimos anos, têm sido estudadas mesofloras do Cretácico Inferior português, provenientes de jazidas fossilíferas da Bacia Lusitaniana, localizadas entre Torres Vedras e o Norte de Aveiro, onde se identificaram restos vegetais atribuíveis a estruturas reprodutoras de angiospérmicas (*e.g.*, Friis *et al.*, 1994, 1999, 2000, 2001, 2004, 2006; von Balthazar *et al.*,

2005; Pedersen *et al.*, 2007; Friis & Pedersen, 2011). Os resultados destes estudos, além de elevado significado sistemático e filogenético, têm contribuído para o conhecimento da composição e diversidade das floras cretácicas desta parte da Europa.

Nestas mesofloras do Cretácico Inferior encontram-se, também, com abundância restos de gimnospérmicas. Recentemente, foram identificadas diversas sementes e alguns órgãos produtores de pólenes atribuíveis a plantas do complexo das Bennettitales, Erdtmanithecates e Gnetales, ou seja, ao grupo BEG estabelecido por Friis *et al.* (2007). Admite-se que as plantas do grupo BEG, contemporâneas das primeiras angiospérmicas, tenham sido particularmente

importantes na rica vegetação do Cretácico Inferior.

Neste capítulo da dissertação apresentam-se resultados e discussões decorrentes do estudo paleobotânico realizado em três jazidas fossilíferas do Cretácico Inferior, localizadas na Estremadura. Os resultados são discutidos por ordem cronológica, atendendo à idade atribuída a cada uma das floras.

Flora de Vale Painho – (Artigos I, II e V)

Na jazida de Vale Painho foram recolhidos os restos vegetais mais antigos documentados neste estudo. Os depósitos fossilíferos amostrados afloram no barreiro de Vale Painho, situado perto da localidade de Juncal, na região da Estremadura e pertencem à formação de Bombarral, com idade provável atribuída ao Berriasiano (Artigo I, Figuras 1 e 2).

No artigo I descreve-se formalmente para a Ciência a nova espécie *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais, atribuível à ordem Erdtmanithecales. Esta ordem de plantas mesozóicas foi estabelecida por Friis & Pedersen (1996) para acomodar sementes e órgãos masculinos que apresentam grãos de pólen *in situ* do tipo *Eucommiidites* Erdtman. Estas plantas surgiram no Jurássico Inferior, com presença documentada por pólenes do tipo *Eucommiidites* dispersos no sedimento (Erdtman, 1948), expandiram-se durante o Jurássico e Cretácico Inferior extinguindo-se no início do Cretácico Superior. O género *Eucommiidites* foi descrito pela primeira vez no Jurássico Inferior de Scania (Suécia) a partir de pólenes com três sulcos, contidos no sedimento (Erdtman, 1948). O material inicialmente estudado foi comparado a pólenes de angiospérmicas da flora moderna, equiparando-se os três sulcos dos pólenes de *Eucommiidites* aos três golpes que se observam em numerosos pólenes de dicotiledóneas. Ulteriormente, constatou-se que os pólenes do género *Eucommiidites* eram produzidos por gimnospérmicas (Hughes, 1961; Brenner,

1963, 1967).

As sementes da espécie *Erdtmanispermum juncalense* apresentam uma organização estrutural e anatômica em tudo semelhante às da espécie *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane & Friis proveniente da flora de Bornholm, Dinamarca (Pedersen *et al.*, 1989). As sementes portuguesas, tal como as dinamarquesas, são pequenas, medem cerca de 1.0 a 1.5 mm de comprimento, a sua forma é sensivelmente ovóide, a base é redonda e apresentam estreita, longa e distinta região micropilar (Artigo I, Estampa I, 1-4). Nas duas espécies, as sementes apresentam três suturas longitudinais e são constituídas por três valvas, ou seja, são triangulares em secção transversal. A natureza tripartida que se observa no envelope destas sementes, poderá significar que este se formou a partir de brácteas, à semelhança do que foi sugerido para os envelopes que envolvem as sementes das Gnetales da flora moderna (Crane, 1985).

Na espécie portuguesa, o micrópilo encontra-se encerrado em todos os exemplares estudados, pelo que não foi possível observar pólenes *in situ* (Artigo I, Estampa I, 5, 6). No entanto, na palinoflora de Vale Painho foram identificados grãos de pólen de tipo *Eucommiidites* dispersos no sedimento (Artigo V, Estampa II, 5-7).

A cicatriz de ligação da semente à parede do ovário não se apresenta diferenciada nos espécimes estudados. Nas duas espécies de *Erdtmanispermum*, a epiderme externa do envelope das sementes apenas se encontra preservada junto ao micrópilo, sendo constituída por células alongadas dispostas em fiadas longitudinais. O tecido esclerenquimatoso encontra-se bem preservado, sendo constituído por pequenas células isodiamétricas com cerca de 9-10 µm (Artigo I, Estampa I, 7).

A típica forma de gota a ovóide das sementes portuguesas e o característico aspecto escoriado da superfície exterior, permitiu distinguir as sementes do Juncal das sementes de *Erdtmanispermum balticum* incluindo-as na

nova espécie *Erdtmanispermum juncalense*.

Outras sementes, com organização estrutural semelhante àquela que se observa no género *Erdtmanispermum*, isto é, com envelope externo esclerenquimatoso a envolver um tegumento interno de natureza membranosa, que se estende através de um micrópilo pontiagudo, envolvendo, por sua vez, o nucelo, foram identificadas e descritas noutras mesofloras do Cretácico Inferior de Portugal e da América do Norte. Neste grupo enquadram-se as sementes de *Ephedra* Linnaeus que apresentam típicos pólenes poliplicados *in situ* (Rydin *et al.*, 2004; Rydin *et al.*, 2006) e as sementes atribuíveis ao extinto género *Ephedrispermum* Rydin, Pedersen, Crane & Friis. No micrópilo destas sementes foram identificados pólenes poliplicados enquanto que nas sementes de *Erdtmanispermum* se observaram pólenes do tipo *Eucommiidites*. É de referir que os pólenes poliplicados observados em *Ephedrispermum* apresentam menor número de plicae do que os típicos pólenes observados no género *Ephedra*. Embora a organização estrutural seja semelhante, as sementes dos géneros *Ephedra* e *Ephedrispermum* apresentam um envelope quadripartido, ou seja, constituído por quatro valvas, contrariamente às sementes de *Erdtmanispermum* que possuem envelope tripartido. Além disso, na superfície interna da região micropilar das sementes de *Ephedra* existem papilas que suportam o tubo micropilar, o que não acontece nas sementes de *Erdtmanispermum* (Rydin *et al.*, 2006).

Embora não tenham sido recolhidos em associação, as sementes do género *Erdtmanispermum* encontram-se estreitamente relacionadas com os órgãos masculinos microsporangiaados produtores de pólenes de tipo *Eucommiidites*, nomeadamente, *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane & Friis (1989), *Eucommiitheca hirsuta* Pedersen & Friis (1996) e *Erdtmanitheca portucalensis* Mendes, Pais, Pedersen & Friis (Artigo III). A organização estrutural semelhante, observada nas sementes de

Erdtmanispermum e *Ephedra*, acentua a existência de uma afinidade sistemática entre Erdtmanithecales e Gnetales. Por outro lado, a possível analogia existente entre os dois sulcos subsidiários observados nos pólenes do tipo *Eucommiidites* e as estrias dos pólenes poliplicados de *Ephedra* e *Welwitschia* J.D. Hooker sugere a existência de estreita relação com as Gnetales (Doyle *et al.*, 1975; Trevisan, 1980; Crane, 1985). Além disso, os pólenes do tipo *Eucommiidites* observados *in situ* nas sementes de Erdtmanithecales e nos órgãos masculinos microsporangiaados *Eucommiitheca* (Friis & Pedersen, 1996) e *Erdtmanitheca* (Pedersen *et al.*, 1989; Artigo III), parecem estar relacionados com os pólenes das Gnetales e das Bennettitales uma vez que possuem camada infratectal granular.

Recentemente, foram descritas novas sementes com plano de organização estrutural semelhante ao observado nas sementes de Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales. Todas estas sementes possuem envelope externo esclerenquimatoso a envolver o tegumento interno que se prolonga através de canal micropilar longo e estreito. As novas formas, provenientes do Cretácico Inferior de Portugal e da América do Norte foram atribuídas aos novos géneros *Buarcospermum* Friis, Pedersen & Crane, *Lignierispermum* Friis, Pedersen & Crane, *Lobospermum* Friis, Pedersen & Crane e *Rugonella* Friis, Pedersen & Crane, descritos por Friis *et al.* (2009a) e enquadram-se no complexo das Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales (grupo BEG estabelecido por Friis *et al.*, 2007). Estas sementes apresentam organização estrutural semelhante ao observado em *Erdtmanispermum* e não possuem papilas na face interna do canal micropilar. No entanto, *Erdtmanispermum*, contrariamente àqueles quatro táxones, apresenta envelope tripartido, devido à presença de três suturas longitudinais. Nas sementes de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* não foram observados grãos de pólen *in situ* (Friis *et al.*, 2009a).

Na mesoflora de Vale Painho identificaram-se, ainda, outras sementes de elevado valor sistemático que foram descritas como novo género e espécie *Raunsgaardispermum lusitanicum* Mendes, Pais & Friis (Artigo II). Esta nova forma portuguesa apresenta organização estrutural comparável àquela que se observa nas extintas Bennettitales e Erdtmanithecales, nas extintas e actuais Gnetales (Pedersen *et al.*, 1989; Yang *et al.*, 2005; Rydin *et al.*, 2004, 2006; Friis *et al.*, 2007; Artigo I), bem como, nas sementes dos géneros *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* (Friis *et al.*, 2009a). A análise filogenética, incluindo algumas destas sementes do Cretácico Inferior e Erdtmanithecales, permitiu concluir que as sementes do Cretácico Inferior e, bem assim, as Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales fazem parte de um grupo monofilético designado por clado BEG (Friis *et al.*, 2007), contrariando outra abordagem que relaciona coníferas com Gnetales e angiospérmicas com Bennettitales (Doyle, 1996).

As sementes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* são pequenas, medem cerca de 1.2 a 2.1 mm de comprimento e entre 0.9 a 1.26 mm de largura, têm forma ovóide a fusiforme e possuem área micropilar curta e pontiaguda (Artigo II, Figura 1A-I). O envelope externo das sementes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* é bipartido, ou seja, é composto por duas valvas, característica morfológica bem vinculada pela presença de duas suturas longitudinais (Artigo II, Figura 1H-I). Apesar das afinidades existentes, o envelope das sementes do género *Erdtmanispermum* apresenta três suturas longitudinais e é tripartido, sendo constituído por três valvas (Artigo I), enquanto que o envelope das sementes atribuíveis a *Ephedra* e *Ephedrispermum* é quadripartido, apresentando quatro valvas (Rydin *et al.*, 2006). O envelope das sementes das Bennettitales possui quatro ou mais valvas (Friis *et al.*, 2007).

O envelope externo das sementes de *Raunsgaardispermum* é composto por espes-

sa camada de tecido esclerenquimatoso coberto por epiderme. As células esclerenquimatosas estão bem preservadas, são estreitas, rectangulares e encontram-se dispostas longitudinalmente (Artigo II, Figura 2A). À semelhança do que se verifica nas sementes do género *Ephedra*, as sementes de *Raunsgaardispermum* possuem papilas na superfície interna da área micropilar (Rydin *et al.*, 2006; Rydin *et al.*, 2006). Estas papilas suportam o tubo micropilar e estão mais desenvolvidas na parte superior do canal micropilar (Artigo II, Figura 2B-D). Na parede externa das sementes existem feixes vasculares característicos, com ramificação dicotómica. Estes caracteres da morfologia externa das sementes são típicos de *Raunsgaardispermum lusitanicum*.

Num dos espécimes estudados, foram observados pólenes no interior do micrópilo (Artigo II, Figura 2E-F). Os pólenes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* são monosulcados, tectados-pontuados e mostram invaginação característica na região do sulco. São elípticos, apresentam extremidades arredondadas ou truncadas e medem aproximadamente 26-29 µm de comprimento e 14-16 µm de largura (Artigo II, Figura 3B, D-E). A parede é psilada na face distal, na região adjacente ao sulco, e pontuada na face proximal. As perfurações observadas na parede dos pólenes encontram-se densamente espaçadas na região equatorial e mais dispersas na face proximal. Estes pólenes são distintos dos poliplicados produzidos em *Ephedra* e *Welwitschia*, no entanto, as características morfológicas existentes aproximam-nos dos pólenes das Bennettitales e das Erdtmanithecales. Os das Bennettitales *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward e *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel & Schaarschmidt fazem lembrar os pólenes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* na forma, na dimensão e na configuração do sulco distal, que abrange quase toda a extensão dos grãos. Os pólenes de tipo *Eucommiidites* observados *in situ* no

micrópilo das sementes, e produzidos pelas estruturas masculinas microsporangiadas de Erdtmanithecales (Artigo III), são comparáveis aos de *Raunsgaardispermum lusitanicum* na forma elíptica e na presença de tecto psilado-pontuado a faveolado. No entanto, os pólenes de tipo *Eucommiidites* distinguem-se, claramente, pela presença dos dois sulcos subsidiários (Artigo III, Figuras 2 e 4; Artigo V, Estampa II, 5-7).

Na palinoflora de Vale Painho foram reconhecidos pólenes de tipo *Eucommiidites* e *Raunsgaardispermum* dispersos no sedimento, documentando, uma vez mais, a presença destas plantas na vegetação (Artigo V, Tabela 1).

O plano de organização das sementes das Bennettitales tem sido objecto de certa controvérsia e debate. Actualmente, existem dois modelos de organização estrutural em discussão. O primeiro modelo advoga que o nucelo das Bennettitales seria envolvido por um único envelope, o tegumento interno (Rothwell & Stockey, 2002). O segundo modelo, que parece ser mais coerente e ajustado, indica que o nucelo se encontraria envolvido por dois envelopes, o tegumento interno e um envelope externo adicional (Friis *et al.*, 2009a). A interpretação dos resultados aqui apresentados segue este segundo modelo, que é suportado por comparações efectuadas entre sementes mineralizadas de *Cycadeoidea morierei* (Saporta & Marion) Seward, do Cretácico Inferior de França, e sementes do complexo BEG recolhidas em mesofloras do Cretácico Inferior de Portugal e da América do Norte (ver discussão detalhada em Friis *et al.*, 2009a).

Além das semelhanças existentes a nível das características morfológicas das sementes, os pólenes produzidos pelas plantas do grupo BEG, também partilham caracteres estruturais comuns. Os provenientes das plantas deste grupo possuem uma camada infratectal granulosa e os de Bennettitales e Erdtmanithecales apresentam parede tectada-psilada a tectada-pontuada ou

tectada-foveolada (Artigo III). Por outro lado, à excepção das plantas do género *Ephedra* (Gnetales), todos os membros deste complexo se encontram relacionados pela presença de estomas paracíticos.

As sementes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* apresentam uma notável combinação de caracteres da morfologia das sementes de efedróides com características dos pólenes de Bennettitales e Erdtmanithecales reforçando a ligação entre Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales sugerida por Friis *et al.* (2007).

No artigo V descrevemos a primeira flora do Berriasiano de Portugal, com base nas associações de mesofósseis de vegetais e palinomorfos provenientes da jazida de Vale Painho.

A palinoflora de Vale Painho caracteriza-se pela baixa diversidade e reduzido número de esporos e pólenes. Nos estudos de microscopia óptica, foram identificados vinte e cinco géneros e trinta e nove espécies de esporos e pólenes atribuíveis a plantas terrestres (Artigo V, Tabela 1). Esta palinoflora é claramente dominada por esporos de fetos (42%) e pólenes de gimnospérmicas atribuíveis a coníferas (44%). As licófitas, apesar de pouco frequentes, estão representadas por *Ceratospores* e *Patellaspores*, sendo este último bastante característico das floras cretácicas. Os esporos de fetos mais abundantes pertencem a *Deltoidospora*, provavelmente relacionados com as famílias Cyatheaceae e Dicksoniaceae. *Verrucosispores*, *Cicatricosispores* e *Plicatella*, atribuíveis à família Schizaeaceae, e *Impardecispora*, da família Lygodiaceae, também, são relativamente abundantes.

Entre as gimnospérmicas do grupo das coníferas, dominam claramente os pólenes do género *Classopollis*, produzidos por plantas da família Cheirolepidiaceae, e *Spheripollenites* da família Taxodiaceae. Foram ainda identificados, na palinoflora de Vale Painho, pólenes de tipo *Eucommiidites* e pólenes semelhantes aos que se observaram nas sementes do género *Raunsgaardispermum* confirmando

os resultados anteriores (Artigos I e II), ou seja, a presença de plantas do complexo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales nesta vegetação (Artigo V, Estampa II, 5-7). Tal como na palinoflora de Vale Cortiço (Artigo IV; Mendes, trabalho em curso), também, na flora de Vale Painho, um pouco mais antiga, não se identificaram pólenes atribuíveis a angiospérmicas.

A mesoflora de Vale Painho é pobre no que concerne à diversidade de espécies. Apenas se identificaram sementes atribuíveis a coníferas e ao complexo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales. Foram, ainda, recolhidos restos vegetais informes diversos e diminutos, cuja determinação sistemática é difícil (Artigo V, Tabela 2).

A mesoflora de Vale Painho é dominada por coníferas representadas por três tipos distintos de sementes de atribuição sistemática complexa (Artigo V, Estampas III e IV).

Relativamente às plantas do grupo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales, nesta mesoflora foram reconhecidos três tipos de sementes atribuíveis a diferentes géneros e espécies (Artigo V, Estampa V). Duas destas formas encontram-se formalmente descritas tendo sido referidas anteriormente, *Erdtmanispermum juncalense* (Artigo I) e *Raunsgaardispermum lusitanicum* (Artigo II). A terceira forma diz respeito a um agregado de sementes com características morfológicas e anatómicas pouco distintivas (Artigo V, Estampa V, 5-6).

Os resultados obtidos neste estudo indicam que a flora de Vale Painho, cuja idade provável corresponde ao Berriasiano, apresenta composição e diversidade mais pobres, em comparação com outras floras um pouco mais recentes, também, do Cretácico Inferior de Portugal (*e.g.*, Eriksson *et al.*, 2000; Friis *et al.*, 2010; Mendes, trabalho em curso). A flora de Vale Painho aproxima-se da flora dinamarquesa de Bornholm, de idade atribuída ao Berriasiano-Valanginiano (Pedersen *et al.*, 1989). Contudo, a flora portuguesa revelou-se mais pobre do que a

sua contemporânea dinamarquesa (Pedersen *et al.*, 1989; Friis & Pedersen, 1990; E.M. Friis, comunicação pessoal).

A mesoflora e a palinoflora de Vale Painho apresentam diferenças notáveis em termos de composição sistemática. Estes resultados sugerem que os restos vegetais recolhidos nos depósitos fossilíferos de Vale Painho poderão corresponder a parte da vegetação que se encontrava em fase de crescimento naquela área em determinado período de tempo. Por outro lado, os elementos desta mesoflora correspondem a estruturas resistentes. Estes mesorrestos vegetais parecem ter sido sujeitos a processos de abrasão e triagem pré-deposicional. Isto poderá sugerir que as plantas não cresceram junto da área correspondente ao ambiente de sedimentação. Esta nossa interpretação poderá ser explicada pelo baixo número de espécimes nas numerosíssimas amostras recolhidas e pela ausência de estruturas delicadas, tais como, esporângios e fragmentos de frondes de fetos (Artigo V). O estado de preservação dos esporos e pólenes é deficiente sugerindo a ocorrência de processo de transporte e abrasão antes da deposição. As amostras foram recolhidas em níveis que podemos interpretar como “crevasse splays” (lóbulos de derrame) depositados junto ao canal principal, num contexto climático propício à ocorrência de inundações sazonais.

Os resultados decorrentes deste estudo indicam que a flora de Vale Painho seria, globalmente, composta por uma floresta de coníferas, dominada por espécies arbóreas da família Cheirolepidiaceae. As cheirolepidiáceas têm sido interpretadas como plantas xerofíticas que cresciam em ambientes costeiros. Apesar dos pólenes do género *Classopollis* serem abundantes nas amostras, nesta mesoflora não se identificaram mesorrestos atribuíveis a cheirolepidiáceas, abundantes na flora de Vale Cortiço (Artigo IV). Nesta flora fóssil assinalou-se, também, a presença de coníferas da família Taxodiaceae, assim como, pólenes bissacados. Estas coníferas poderão ter ocupado margens de um rio ou ambientes alagados (Alvin, 1982;

Abbink *et al.*, 2004). Ao nível do sub-bosque terão co-existido coníferas mais jovens e de menor porte com fetos das famílias Cyatheaceae e Dicksoniaceae. Alguns esporos de *Deltoidospora* identificados na palinoflora de Vale Painho são muito semelhantes aos observados *in situ* nos esporângios de *Onychiopsis psilotoides* (Stokes and Webb) Ward da flora de Bornholm, Dinamarca (Friis & Pedersen, 1990). Pensa-se que esta espécie estaria adaptada a situações de stress ambiental. A abundância de *Deltoidospora* sugere que *Onychiopsis* terá sido um componente importante da vegetação de Vale Painho.

Os fetos da família Schizaeaceae encontram-se representados na flora de Vale Painho por várias espécies (Artigo V). Actualmente, os fetos atribuíveis às famílias Schizaeaceae, Cyatheaceae e Dicksoniaceae florescem em ecossistemas de regiões tropicais e subtropicais (Tryon & Tryon, 1982). As schizáceas são normalmente associadas a ambientes secos e com bastante luminosidade. Diversas espécies atribuídas às famílias Dicksoniaceae e Cyatheaceae apresentam frondes coriáceas e possuem esporângios protegidos o que poderá ser indicador de adaptação a condições de stress em ambientes com água salobra (van Konijnenburg-van Cittert, 2002).

Os abundantes esporos do género *Cicatricosisporites* identificados na palinoflora de Vale Painho estão possivelmente relacionados com fetos da família das schizáceas que actualmente crescem em ambientes secos na América do Sul (Fukarek *et al.*, 1992).

O estudo feito aponta para a existência de clima com sazonalidade acentuada, com estação seca prolongada mas, sem levar a secagem de lagoas e pântanos. A associação de vegetais fósseis de Vale Painho apresenta estreitas semelhanças com outras floras europeias contemporâneas. As floras do Cretácico Inferior que melhor se conhecem baseiam-se, fundamentalmente, no estudo

de macrorrestos vegetais, esporos e pólenes. As floras mais conhecidas do Berriasiano-Valanginiano são as provenientes do Sul de Inglaterra (*e.g.*, Couper, 1958; Batten, 1973; Watson, 1969; Watson & Sincock, 1992; Hughes, 1994; Watson & Alvin, 1996) e da Alemanha (Riegel *et al.*, 1986; Pelzer & Wilde, 1987). A flora de Vale Painho é muito similar à flora dinamarquesa de Bornholm onde se recolheram restos de vegetais fósseis em excelente estado de preservação (Pedersen *et al.*, 1989; Friis & Pedersen, 1990). A associação de macro, meso e microrrestos de vegetais de Bornholm aponta para vegetação composta por plantas xerófitas, incluindo fetos atribuíveis a *Onychiopsis* e *Ruffordia*, numerosíssimas Bennettitales, bem como, restos foliares pertencentes a coníferas. Estudos paleoambientais sugerem a existência de ecossistema árido, com plantas a crescer em ambientes de planície costeira, com clima quente e sazonalmente seco, acompanhado por períodos de aridez (Riegel *et al.*, 1986; Friis & Pederson, 1990; Watson & Alvin, 1996).

À semelhança da flora de Vale Painho (Artigo V), também, em Bornholm se identificaram sementes de coníferas e, bem assim, de plantas do grupo BEG, incluindo *Erdtmanispermum balticum*, já referida anteriormente (Artigo I). Provavelmente, *Erdtmanispermum* e *Raunsgaardispermum* terão sido pequenos arbustos de estatura semelhante a *Ephedra* integrando a vegetação arbustiva desta flora.

Flora de Vale Cortiço – Artigo IV

O género *Frenelopsis* Schenck emend. por Watson (Watson, 1977) inclui actualmente 16 espécies, definidas com base no estudo de cutículas de folhas e caules (*e.g.*, Watson, 1988; Kvaček, 2000; Gomez *et al.*, 2002a, 2002b). Muitas das espécies descritas são provenientes do Cretácico da Europa, no entanto, também foram identificadas no Sudão (Watson, 1983), no Egipto (Lejal-Nicol, 1987), no Brasil e na

Colômbia (Sucerquia *et al.*, 2008). Em Portugal, nas regiões da Estremadura e da Beira Litoral, esta conífera da família Cheirolepidiaceae foi reconhecida em depósitos fossilíferos da Bacia Lusitaniana, com idades entre o Valanginiano e o Maastrichtiano. Todavia, apenas as espécies *Frenelopsis occidentalis* Heer emend. Alvin, *Frenelopsis oligostomata* Romariz emend. Alvin e *Frenelopsis teixeirae* Alvin & Pais foram descritas com base no estudo das cutículas realizado em microscópio óptico e electrónico de varrimento (Alvin, 1977; Lauverjat & Pons, 1978; Alvin & Pais, 1978).

No artigo IV reporta-se nova ocorrência da espécie *Frenelopsis teixeirae* em jazida portuguesa. Os mesorrestos vegetais estudados, consistem em pequenos fragmentos de folhas e ramos incarbonizados recolhidos em níveis lutíticos do barreiro de Vale Cortiço, datados do Hauteriviano inferior da Formação de Santa Susana, entre Ameal e Torres Vedras, na região da Estremadura (Artigo IV, Figuras 1, 2 e 3).

O excelente estado de preservação dos restos de folhas e ramos, permitiu completar a descrição da espécie *Frenelopsis teixeirae* e emendar a diagnose anteriormente efectuada por Alvin & Pais (1978). Os segmentos caulinares apresentam folhas estreitas nos entre-nós e são ramificados em ângulos agudos. Verifica-se uma clara alternância de verticilos com duas ou três folhas com bainha e sem suturas. As superfícies adaxial e abaxial das folhas apresentam uma marca central deprimida. As folhas são livres, triangulares com ponta arredondada e margem com pêlos longos unicelulares. A cutícula abaxial tem cerca de 20 µm de espessura, sendo mais fina na extremidade da folha. As células epidérmicas são, sensivelmente, isodiamétricas e estão dispostas em fiadas longitudinais bem definidas, com pequenas papilas hemisféricas e pêlos unicelulares cónicos e ôcos. Os estomas encontram-se dispostos em fiadas longitudinais irregulares e verifica-se que, cada par de estomas pertencentes a fiadas adjacentes, está separado por 3 ou 4 células

epidérmicas e, dentro de cada fiada, por 4 ou 5 células epidérmicas. O aparelho estomático é constituído por conjuntos de 5 ou 6 células subsidiárias, com cerca de 70 µm de diâmetro, possuindo cada célula uma papila exterior e uma interior. A cutícula adaxial da folha é muito fina e apresenta células epidérmicas quadradas ou rectangulares, com poucos estomas e tricomas (Artigo IV, Estampas I, II e III).

Os caracteres genéricos, tais como, verticilos de duas ou três folhas com bainha e ausência de sutura entre as folhas, permitiram atribuir as formas da flora de Vale Cortiço ao género *Frenelopsis*. Neste género, as espécies *Frenelopsis choshiensis* Kimura, Saiki & Arai do Barremiano do Japão (Kimura *et al.*, 1985), *Frenelopsis pombetsuensis* Saiki do Albiano do Japão (Saiki, 1997) e *Frenelopsis teixeirae* (descrição original) do Valanginiano de Portugal (Alvin & Pais, 1978), apresentam apenas duas folhas decussadas. A espécie *Frenelopsis sifloana* Watson do Cretácico inferior do Sudão apresenta, geralmente, três folhas em cada verticilo mas, às vezes, podem existir apenas duas (Watson, 1983). No que diz respeito à ramificação, *Frenelopsis ramosissima* Fontaine emend. Watson exhibe ramos nas axilas das folhas (Watson, 1977; Daviero *et al.*, 2001; Axsmith & Jacobs, 2005). A espécie *Frenelopsis teixeirae* também apresenta ramificações, embora esta característica tenha sido descrita a partir de um único exemplar (Artigo IV, Figura 4).

A maioria das espécies de *Frenelopsis* não possui papilas ou pêlos na superfície externa da cutícula abaxial (Gomez *et al.*, 2000a), embora com quatro excepções, até o momento: *Frenelopsis sifloana*, com uma pequena papila hemisférica na face externa de cada célula; *Frenelopsis ramosissima*, possui papilas e pêlos epidérmicos que podem ser extremamente longos, com base alargada, afilando rapidamente para a extremidade (Watson, 1977); *Frenelopsis teixeirae* exhibe pêlos de forma cónica nas margens (Alvin & Pais, 1978) e *Frenelopsis ugnaensis* Gomez

que apresenta uma combinação de papilas hemisféricas pequenas com pêlos cónicos (Gomez *et al.*, 2002a).

Nas floras de Vale Painho e de Vale Farelo não foram recolhidos macro ou mesorrestos de frenelopsídeos (Artigos III e V). No entanto, na flora de Catefica, mais moderna e geograficamente vizinha da flora de Vale Cortiço, foram recolhidos restos de cheirolepidiáceas atribuíveis a *Frenelopsis* e a *Pseudofrenelopsis* (Mendes, trabalho em curso).

Nas palinofloras de Vale Painho, Vale Cortiço e Vale Farelo foi reconhecida a presença de percentagem significativa de pólenes atribuíveis a *Classopollis* Pflug, indicando que as cheirolepidiáceas terão sido componente importante desta vegetação do Cretácico Inferior (Artigos III e V; Mendes, trabalho em curso).

A presença de *Frenelopsis teixeirae* e pólenes atribuíveis a *Classopollis* na flora de Vale Cortiço aponta para a existência de condições climáticas áridas a semi-áridas com provável carácter sazonal.

Os dados sedimentológicos e estratigráficos possibilitam a realização interpretações paleoambientais, nomeadamente, paleoclimáticas. As associações de argilas detríticas da Formação de Santa Susana e adjacentes são dominadas por caulinite nos depósitos continentais e de sistemas de transição, com ilite significativa (Rey, 1972), enriquecendo de esmectite nos sedimentos mais marinhos por transporte diferencial das partículas deste mineral. A formação de caulinite nos solos parece estar associada a clima quente e húmido, enquanto a esmectite é favorecida por clima quente a temperado com contraste sazonal de precipitação (Blanc-Valleron & Thiry, 1997).

Durante o Cretácico, a latitude da Bacia Lusitaniana (25º a 35º N), situava-se junto à fronteira entre as faixas climáticas “Temperada-Quente e Húmida” e “Quente e Árida” (Chumakov *et al.*, 1995). A distribuição de evaporitos *versus* carvão, compilada por Ziegler *et al.* (2003), demonstra que a região

pertenceu predominantemente à faixa húmida durante o Cretácico Inferior. As fácies wealdeanas, típicas dos depósitos continentais do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana (Rey, 2006), são interpretadas como tendo sido depositadas sob clima relativamente quente e, pelo menos, sazonalmente húmido (Allen, 1998).

O estudo realizado permite concluir que, os fragmentos de frenelopsídeos da jazida de Vale Cortiço, pertencem à espécie *Frenelopsis teixeirae* e terão sido depositados em contexto de estuário ou planície mareal, sob influência de clima quente a temperado e sazonalmente com humidade significativa.

Flora de Vale Farelo – Artigo III

No artigo III descreve-se para a Ciência nova espécie portuguesa atribuível ao género *Erdtmanitheca* Pedersen, Crane & Friis, descrito pela primeira vez no Cretácico Inferior do Texas, nos Estados Unidos da América (Pedersen *et al.*, 1989). A nova estrutura microsporangida portuguesa é proveniente de níveis argilosos que afloram no barreiro de Vale Farelo, localizado perto da pequena localidade de Vale de Água, na região da Estremadura (Artigo III, Figura 1). Os depósitos fossilíferos amostrados enquadram-se no Membro de Famalicão da Formação de Figueira da Foz, cuja idade atribuível está compreendida entre o Aptiano superior e o Albiano inferior.

A nova espécie *Erdtmanitheca portucalensis* Mendes, Pais, Pedersen & Friis (Artigo III, Figuras 2-5) foi incluída na ordem Erdtmanithecales com base no tipo de organização da estrutura masculina microsporangida e devido à presença de pólenes de tipo *Eucommiidites* Erdtman nos esporângios. Esta ordem de plantas já extintas foi estabelecida por Friis & Pedersen (1996) para acomodar sementes e estruturas masculinas microsporangidas que apresentam *in situ* pólenes de tipo *Eucommiidites*.

Analisando a forma e o aspecto dos fragmentos estudados pode concluir-se que a forma portuguesa seria originalmente esférica com unidades microsporangeadas dispostas radialmente em torno de um receptáculo, o que se observa claramente num dos espécimes (Artigo III, Figura 3E). As estruturas masculinas medem aproximadamente 1.89 mm de comprimento e cerca de 1.97 a 2.65 mm de largura (Artigo III, Figura 3A-F). A forma mais completa apresenta, sensivelmente, 20 microsporófilos enquanto que o outro exemplar estudado possui apenas 6. Provavelmente, o órgão completo media aproximadamente 2.0 mm de diâmetro e possuía cerca de 100 a 150 microsporófilos. Os microsporófilos são sensivelmente elipsóides e medem cerca de 1.1 mm de comprimento e 0.6 mm de largura. O modo de organização dos esporângios nas unidades microsporangeadas não é muito evidente. A deiscência é feita através de fendas longitudinais que se estendem por quase todo o comprimento dos esporângios (Artigo III, Figura 3B-D).

Os grãos de pólen observados *in situ* são do tipo *Eucommiidites*, apresentam forma elíptica, com extremidades arredondadas, e medem, aproximadamente, 16 a 27.2 µm de comprimento e 11.9 a 16.4 µm de largura. Estes pólenes possuem sulco distal bem marcado e dois sulcos subsidiários posicionados, mais ou menos, no plano equatorial. A parede dos grãos de pólen é psilada e tectada e apresenta típicas invaginações nas regiões dos sulcos (Artigo III, Figuras 2; 4A-B, D-I). Em determinados grãos de pólen observam-se pequenas perfurações, com cerca de 0.1 a 0.4 µm de diâmetro. Estas ocorrem na face proximal entre os sulcos laterais ou, ocasionalmente, ao longo das margens do sulco principal (Artigo III, Figura 4A, E, J). As perfurações não foram observadas no microscópio electrónico de transmissão (MET). A ectexina é composta por um distinto tecto, por uma fina camada granular infratectal e por uma fina camada basal. A endexina, com tonalidade mais escura nas finas secções de MET, apresenta aspecto laminar (Artigo III, Figura 5C).

Os pólenes de tipo *Eucommiidites* observados *in situ* em sementes e, noutras estruturas masculinas microsporangeadas atribuídas às *Erdtmanithecales*, também são tectados, com tecto por vezes pontuado e com camada infratectal granular (Pedersen *et al.*, 1989; Friis & Pedersen, 1996; Tekleva *et al.*, 2006). A existência de perfurações também é características dos pólenes observados no micrópilo das sementes de *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane & Friis e dos produzidos por *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane & Friis (Pedersen *et al.*, 1989). A camada infratectal surge intercalada entre o tecto e a endexina em *Erdtmanitheca texensis* ou, com maior frequência, entre o tecto e a camada basal, conforme se verifica em *Erdtmanispermum balticum*, *Eucommiitheca hirsuta* Friis & Pedersen e *Bayeritheca hughesii* Kvaček & Pacltová (Pedersen *et al.*, 1989; Friis & Pedersen, 1996; Tekleva *et al.*, 2006). As semelhanças existentes a nível da parede dos pólenes observados *in situ* nas sementes e nos esporângios permite concluir que as sementes e as estruturas microsporangeadas foram produzidas pelo mesmo tipo de plantas.

Até agora, foram descritos e incluídos na ordem das *Erdtmanithecales* três órgãos produtores de pólenes de tipo *Eucommiidites*: *Erdtmanitheca texensis*, do Cretácico Superior do Texas, Estados Unidos da América (Pedersen *et al.*, 1989); *Eucommiitheca hirsuta*, do Cretácico Inferior da Beira Litoral, Portugal (Friis & Pedersen, 1996) e *Bayeritheca hughesii*, do Cretácico Superior de Brezany, Eslováquia (Kvaček & Pacltová, 2001). Estas estruturas masculinas microsporangeadas encontram-se estreitamente relacionadas devido à disposição radial dos esporângios e pela presença de pólenes de tipo *Eucommiidites*.

As espécies *Eucommiitheca hirsuta* e *Bayeritheca hughesii* distinguem-se da nova espécie portuguesa *Erdtmanitheca portucalensis* pelo facto de apresentarem unidades microsporangeadas organizadas em torno de um eixo alongado. Em *Eucommiitheca hirsuta* os microsporófilos exibem arranjo

decussado e em *Bayeritheca hughesii* as unidades microsporangidas apresentam disposição verticilada.

Na espécie *Erdtmanitheca texensis* os microsporófilos encontram-se dispostos radialmente em torno de uma estrutura esférica com receptáculo central. Este tipo de organização é muito semelhante ao que se verifica na nova espécie portuguesa. A organização dos esporângios e a forma de deiscência é também muito semelhante nas duas espécies. No entanto, em *Erdtmanitheca portucalensis* o número de microsporófilos é mais reduzido e não se encontram-se dispostos de modo mais esparso. Os grãos de pólen de *Erdtmanitheca texensis* e de *Erdtmanitheca portucalensis* são semelhantes na forma, na dimensão e na distribuição dos sulcos. No entanto, os sulcos subsidiários são um pouco mais longos na forma portuguesa.

A presença das Erdtmanithecales está bem documentada no Cretácico Inferior do nosso país. Nas mesofloras da Bacia Lusitaniana foram recolhidos e descritos dois órgãos masculinos produtores de pólenes de tipo *Eucommiidites*, *Eucomiitheca hirsuta* (Friis & Pedersen, 1996) e *Erdtmanitheca portucalensis* (Artigo III) e, bem assim, uma semente atribuível a *Erdtmanispermum juncalense* (Artigo I).

Apesar da afinidade filogenética existente, não foram encontradas estruturas masculinas microsporangidas associadas às sementes de *Erdtmanispermum juncalense* na mesoflora de Vale Painho e também não se identificaram sementes de Erdtmanithecales associadas a *Erdtmanitheca portucalensis* na mesoflora de Vale Farelo. É de referir que, apesar das marcadas diferenças, os pólenes de *Erdtmanitheca portucalensis* apresentam

ténues semelhanças, ao nível da estrutura da parede, com os pólenes observados *in situ* nas sementes de *Raunsgaardispermum lusitanicum* provenientes da mesoflora de Vale Painho (Artigo II).

Recentemente, Rothwell *et al.* (2009) colocaram em causa a ordem das Erdtmanithecales. A posição filogenética das sementes de Erdtmanithecales e dos órgãos masculinos microsporangidos foi analisada separadamente atendendo às diferenças observadas a nível da morfologia e da ultra-estrutura dos grãos de pólen observados *in situ* no micrópilo das sementes (tecto pontuado e camada basal distinta) e os pólenes existentes nos órgãos microsporangidos (tecto psilado e camada basal indistinta ou ausente). Rothwell *et al.* (2009) advogam que as sementes parecem estar mais ligadas às Gnetales e os órgãos produtores de grãos de pólen mais próximos das Bennettitales. No entanto, a ocorrência de grãos de pólen psilados com pólenes grosseiramente perfurados em *Erdtmanitheca portucalensis* demonstra que estas características podem estar relacionadas com o estado de preservação dos pólenes e que não podem ser usadas como critério sistemático. Por outro lado, parece ser claro que o tecto pontuado ocorre tanto nos pólenes que apresentam camada basal distinta, como naqueles onde a camada basal é pouco desenvolvida ou é simplesmente inexistente. Portanto, os caracteres, tecto pontuado e camada basal distinta *versus* tecto psilado e camada basal ausente ou indistinta, não podem ser utilizados como critério para posicionar os órgãos masculinos e as sementes de Erdtmanithecales em clados separados.

CONCLUSÕES FINAIS

A síntese dos principais aspectos que se destacaram na discussão dos resultados obtidos neste estudo, permite estabelecer algumas conclusões importantes.

A flora do Cretácico de Portugal é extremamente rica. São numerosos e célebres os jazigos fossilíferos com restos de vegetais conhecidos na Bacia Lusitaniana, localizada na Margem Ocidental Ibérica. Nesta extensa área geográfica, entre Torres Vedras e o Norte de Aveiro, a excelente representação da sucessão de Andares permite acompanhar a evolução florística desde o Cretácico Inferior, com predomínio das gimnospérmicas e criprogâmicas, até ao Cretácico Superior em que passam a dominar as dicotiledóneas. O conhecimento destas floras tem o mais alto valor científico.

Pelo que diz respeito aos estudos de sistemática, tendo em vista a descrição e a análise filogenética de novos táxones provenientes de floras do Cretácico Inferior de Portugal, foram descritos formalmente para a Ciência quatro novas formas atribuíveis a gimnospérmicas já extintas.

A primeira espécie descrita corresponde a *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais, proveniente da mesoflora de Vale Painho, de idade Berriasiano, atribuível à ordem das Erdtmanithecates. Trata-se da primeira espécie do género *Erdtmanispermum* identificada em floras portuguesas e aproxima-se grandemente de uma outra descrita anteriormente na flora de Bornholm, Dinamarca, pertencente ao mesmo género mas, a espécie distinta.

Na mesoflora de Vale Painho foi, também, identificada uma outra semente de gimnospérmica, atribuível a novo género e espécie *Raunsgaardispermum lusitanicum* Mendes, Pais & Friis. Trata-se de uma forma que apresenta uma combinação notável de caracteres típicos da morfologia das sementes de Erdtmanithecates com aspectos morfológicos característicos dos pólenes das Bennettitales.

As duas sementes descritas partilham um interessante conjunto de características morfológicas e anatómicas. As sementes são constituídas por um envelope externo de natureza esclerenquimatosa que envolve o tegumento interno. Este, por sua vez, estende-se através de canal micropilar estreito e longo, envolvendo o nucelo que se encontra preservado sob a forma de fina membrana. O característico plano de organização estrutural permite relacionar filogeneticamente e posicionar estas sementes no complexo das Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales, ou seja, num grupo monofilético designado por clado BEG estabelecido por Friis *et al.* (2007).

Em numerosíssimas sementes de angiospérmicas do Cretácico Inferior, aparentemente bitegumentadas, o integumento externo é esclerenquimatoso. O mesmo sucede com o envelope externo das sementes do complexo BEG. Esta semelhança a nível de caracteres estruturais de angiospérmicas, Bennettitales, Erdtmanithecates, Gnetales e grupos afins, além de notável, poderá ser encarada como reflexo da biologia destas plantas em resultado da preferência por condições ecológicas idênticas.

O quarto táxon descrito neste estudo é proveniente da mesoflora de Vale Farelo, um pouco mais moderna, com idade Aptiano superior-Albiano inferior, e foi atribuído à nova espécie *Erdtmanithea portucalensis* Mendes, Pais, Pedersen & Friis. Esta espécie é a primeira do género *Erdtmanithea* documentada em floras portuguesas e corresponde a um órgão masculino produtor de pólenes do tipo *Eucommiidites* Erdtman e, também, pertence à ordem das Erdtmanithecates. A nossa espécie aproxima-se bastante de outra previamente descrita em mesoflora do Cretácico Superior do Texas, na América do Norte, e apresenta estreitas semelhanças com dois outros órgãos masculinos microsporangiados descritos em floras do Cretácico Inferior de Portugal, *Eucommiithea hirsuta* Friis & Pedersen e da Eslováquia *Bayerithea hughesii* Kvaček & Pacltová.

A descoberta dos novos táxones por-

tugueses, descritos nesta dissertação, constitui um significativo contributo para o conhecimento da distribuição geográfica destas plantas mesozóicas já extintas mas, amplamente difundidas em diversas regiões do hemisfério Norte, enfatizando a importância paleoecológica e a diversidade destas gimnospérmicas, que co-existiram com as primeiras angiospérmicas em ecossistemas terrestres semelhantes do Cretácico Inferior.

No presente estudo foi, também, descrita a primeira flora do Berriasiano português a partir da análise do conjunto de palinomorfos e mesofósseis de vegetais fósseis. A comparação dos resultados obtidos permitiu estabelecer analogias sistemáticas e taxonómicas entre a flora de Vale Painho e a contemporânea de Bornholm, na Dinamarca. Os resultados obtidos apontam para a existência de floras de composição uniforme na Laurásia em que, aparentemente, dominavam os mesmos tipos de plantas. Por sua vez, as semelhanças florísticas deixam supor a presença de condições climáticas parecidas. Este estudo aponta para um ambiente de clima com períodos de seca sazonal prolongada. À semelhança do que sucedeu na mesma época noutros pontos da Europa a vegetação só pode ter-se mantido nas margens de rios ou lagos e áreas alagadas.

Um pouco mais moderna, já nos limites do Hauteriviano inferior, é a flora de Vale Cortiço, cuja composição é claramente dominada por coníferas. Nesta flora foram recolhidos numerosíssimos restos de *Frenelopsis teixeirae* Alvin & Pais, conífera da família Cheirolepidiaceae. Os restos fossilíferos estudados (caules e folhas), encontravam-se em excelente estado de preservação o que

permitiu emendar a diagnose anteriormente efectuada a partir de cutículas. Os caracteres da morfologia externa destas plantas revelam adaptação a condições xerofíticas. Além disso, a presença de pólenes atribuíveis ao género *Classopollis* Pflug permite, também, inferir a existência de condições climáticas áridas e semi-áridas. Os dados sedimentológicos e estratigráficos apontam para ambiente deposicional em área de estuário ou planície mareal e existência de clima quente a temperado com humidade significativa.

Os componentes da flora de Vale Farelo não permitem concluir muito acerca das condições paleoclimáticas, pois a mesoflora compreende um reduzido número de formas. Salienta-se, contudo, a presença de restos vegetais atribuíveis a angiospérmicas. As interpretações sedimentológicas, referentes ao Membro de Famalicão da Formação de Figueira da Foz, mostram a existência de depósitos provenientes de sistema fluvial arenoso e clima relativamente húmido. Os níveis próximos revelam transição para ambiente de planície deltaica, com interflúvios lacustres a lagunares salobros.

Apesar das importantes conclusões alcançadas, o trabalho paleobotânico realizado no Cretácico Inferior de Portugal não se pode considerar terminado. No âmbito do projecto ANGIOGAL – “The emergence of angiosperms and the Cretaceous ecosystem changes in Portugal” (PTDC/CTE-GIX/104999/2008) será continuado o estudo das floras portuguesas do Cretácico no sentido de tentar acompanhar a sua transformação, na expectativa de serem alcançados novos resultados que contribuam para o esclarecimento de várias questões paleobotânicas ainda em suspenso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbink, O.A., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic-Lower Cretaceous: concepts and framework. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw* 83, 17-38.
- Allen, P., 1998. Purbeck-Wealden (Early Cretaceous) climates. *Proceedings of the Geologists Association* 109, 197-236.
- Alves, T.M.; Gawthorpe, R.L.; Hunt, D.W., Monteiro, J.H., 2002. Jurassic tectono-sedimentary evolution of the Northern Lusitanian Basin (Offshore Portugal). *Marine and Petroleum Geology* 19, 727-754.
- Alves, T. M, Gawthorpe, R. L., Hunt, D. W., Monteiro, J. H., 2003. Post-Jurassic tectono-sedimentary evolution of the Northern Lusitanian Basin (Western Iberian margin). *Basin Research* 15, 227-249.
- Alvin, K.L., 1977. The conifers *Frenelopsis* and *Manica* in the Cretaceous of Portugal. *Palaeontology* 20, 387-404.
- Alvin, K.L., Pais, J.J.C., 1978. A *Frenelopsis* with opposite decussate leaves from the Lower Cretaceous of Portugal. *Palaeontology* 21, 873-879.
- Alvin, K.L., 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37, 71-98.
- Axsmith, B.J., Jacobs B.F., 2005. The conifer *Frenelopsis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: systematic, biogeographical, and paleoecological implications. *International Journal of Plant Sciences* 166, 327-337.
- Barbosa, B.P., 1981. Carta geológica de Portugal na escala de 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 16-C (Vagos). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Batten, D.J., 1973. Palynology of early Cretaceous soil beds and associated strata. *Palaeontology* 16, 399-424.
- Batten, D.J., 1986. The Cretaceous Normapolles pollen genus *Vancampopollenites*: occurrence, form, and function. *Palaeontology*, Special Papers 35, 21-39.
- Batten, D.J., Maclennan, A.M., 1984. *The paleoenvironmental significance of the conifer family Cheirolepidiaceae in the Cretaceous of Portugal*. In: Reif, W.E., Westphal, F. (Eds.), Third symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers. ATTEMPTO Verlag, Tübingen, pp. 7-12.
- Batten, D.J., Morrison, L., 1987. Morphology and occurrence of the Normapolles pollen genus *Papillopollis* in the Cretaceous of Portugal. *Palynology* 11, 133-154.
- Bernardes, C., 1992. *A sedimentação durante o Jurássico Superior entre o Cabo Mondego e o Baleal (Bacia Lusitana): modelos deposicionais e arquitetura sequencial*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Aveiro, Portugal.
- Berthou, P.Y., 1973. Le Cénomanién de l' Estremadure portugaise. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Nova Série 23, 1-169 .
- Berthou, P.Y., 1984. Albian-Turonian stage boundaries and subdivisions in the Western Portuguese Basin, with special emphasis on the Cenomanian-Turonian boundary in the Ammonite Facies and Rudist Facies. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 33, 41-45.
- Berthou, P. Y., Leereveld, H., 1990. Stratigraphic implications of palynological studies on Berriasian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 314-344.
- Berridge, E.M., 1911. On some points of resemblance between Gnetalean and Bennettitean seeds. *New Phytologist* 10, 140-144.

- Blanc–Valleron, M.-M., Thiry, M., 1997. *Clay minerals, paleoweathering, paleolandscapes and climatic sequences: the Paleogene continental deposits in France*. In: Paquet, H., Claire, N. (Eds.), *Soil and sediments. Mineralogy and geochemistry*. Springer, Berlin, pp. 223–247.
- Bocherens, M., Friis, E.M., Mariotti, A., Pedersen, K.R., 1993. Carbon isotopic abundances in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: Palaeoecological implications. *Lethaia* 26, 347–358.
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. *Maryland Department of Geology, Mines and Water Resources Bulletin* 27, 1-215.
- Brenner, G.J., 1967. The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1949. *Review of Palaeobotany and Palynology* 5, 123-127.
- Burla, S., Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Weissert, H., and Skelton, P., 2008. Changes in sedimentary patterns of coastal and deep-sea successions from the North Atlantic (Portugal) linked to Early Cretaceous environmental change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257, 38-57.
- Callapez, P. M., 1998. *Estratigrafia e Paleobiologia do Cenomaniano – Turoniano. O significado do eixo da Nazaré – Leiria – Pombal*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Coimbra, Portugal.
- Cabral, M.C.S., 1995. *Ostracodos do Cretácico inferior do Algarve e da região de Lisboa. Sistemática, biostratigrafia, aspectos paleontológicos e paleobiogeográficos*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal.
- Carvalho, G.S., 1955. Sur l'âge de quelques remplissages sableux des fentes de dissolution des calcaires du Portugal. *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico da Universidade de Coimbra* 31, 9-15.
- Chapman, J.L., 1982. *Morphology, classification and interpretation of Aptian and Albian angiosperm pollen from Portugal*. Ph.D. Dissertation, University of Cambridge, England.
- Choffat, P., 1885. Recueil de monographies stratigraphiques sur le système Crétacique du Portugal. 1^{ère} étude: contrées de Cintra de Bellas et de Lisbonne. *Memórias da Secção dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, Lisboa, 68pp.
- Choffat, P., 1887. Recherches sur les terrains secondaires au Sud du Sado. *Comunicações da Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal* I, 222-312.
- Choffat, P., 1897. Sur le Crétacique de la région du Mondego. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 124, 422-424.
- Choffat, P., 1900. Recueil de monographies stratigraphiques sur le Système Crétacique du Portugal – Deuxième étude – Le Crétacé supérieur au Nord du Tage. *Memórias da Direcção dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 287pp.
- Choffat, P., 1898. Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal. 2^e série. Les Ammonées du Bellasien des Couches à Neolobites vibrayanus, du Turonien et du Sénonien. *Memórias da Direcção dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, Lisboa, 45pp.
- Choffat, P., 1904. Le Crétacique dans l'Arrábida et dans la contrée d'Ericeira. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* VI, 1-51.
- Chumakov, N.M., Zharkov, M.A., Herman, A.B., Doludenko, M.P., Kalandadze, N.M., Lebedev, E.L., Ponomareko, A.G., Rautian, A.S., 1995. Climatic belts of the mid-Cretaceous time. *Stratigraphy and Geological Correlation* 3, 241–260.
- Correia, F., 1989. *Estudo biostratigráfico e microfácies do Cretácico carbonatado da bacia sedimentar meridional portuguesa (Algarve)*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal.
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains – a systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75-179.

- Crane, P.R., 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72, 716-793.
- Crane, P.R., Lidgard, S., 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246, 675-678.
- Crane, P.R., Herendeen, P., Friis, E.M., 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany* 91, 1683-1699.
- Crepet, W.L., Nixon, K.C., Gandolfo, M.A., 2004. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany* 91, 1666-1682.
- Cunha, P.P., 1992. *Estratigrafia e sedimentologia dos depósitos do Cretácico Superior e Terciário de Portugal Central, a leste de Coimbra*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Coimbra, Portugal.
- Cunha, P.P., Reis, R.P., 1995. Cretaceous sedimentary and tectonic evolution of the northern sector of the Lusitanian Basin (Portugal). *Cretaceous Research* 16, 155-170.
- Damotte, R., Ramalho, M.M., Rey, J., 1988. Les Ostracodes aptiens de l'Algarve occidental (Portugal). *Revue de Micropaleontologie* 31, 38-48.
- Daviero, V., Gomez, B., Philippe, M., 2001. Uncommon branching pattern within conifers: *Frenelopsis turolensis*, a Spanish Lower Cretaceous Cheirolepidiaceae. *Canadian Journal of Botany* 79, 1400-1408.
- Dias, R., Ribeiro, A., 1995. The Ibero-Armorican Arc: a collisional effect against an irregular continent? *Tectonophysics* 246, 113-128.
- Diéguez, C., Peyrot, D., Barrón, E., 2010. Floristic and vegetational changes in the Iberian Peninsula during Jurassic and Cretaceous. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 325-340.
- Dinis, J.L., 1999. *Estratigrafia e sedimentologia da Formação de Figueira da Foz. Aptiano a Cenomaniano do sector norte da Bacia Lusitânica*. Dissertação de Doutoramento. Universidade de Coimbra, Portugal.
- Dinis, J.L., 2001. Definição da Formação de Figueira da Foz – Aptiano a Cenomaniano do sector central da margem oeste ibérica. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 88, 127-160.
- Dinis, J.L., Rey, J., Cunha, P.P., Callapez, P.M., Pena dos Reis, R., 2008. Stratigraphy and allogenic controls on the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretaceous Research* 29, 772-780.
- Dinis, J.L., Trincão, P., 1991. Controlos deposicionais e biostratigrafia da base dos "grés belasianos" (Aptiano, Bacia Lusitaniana). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 77, 89-102.
- Diniz, F., 1967. Spores a flagelles nouvelles pour le Crétacé du Portugal. *Pollen et Spores* 9, 569-577.
- Diniz, F., Kedves, M., Simoncsics, P., 1974. Les sporomorphes principaux de sédiments crétacés de Vila Flor et de Carrajão, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 48, 161-178.
- Doyle, J.A., 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* 157, S3-S39.
- Doyle, J.A., Van Campo, M., Lugardon, B., 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. *Pollen et Spores* 17, 429-486.
- Durand-Delga, M., Rey, J., 1982. Découverte de Calpionelles dans le Jurassique terminal et le Crétacé basal de l'Algarve (Portugal). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris II*, 265, 237-242.
- Endress, P.K., 1987. The Chloranthaceae: reproductive structures and phylogenetic position. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 109, 153-226.

- Endress, P.K., 1996. *Diversity and evolutionary trends in angiosperms anthers*. In: D'Arcy, D.G., Keating, R.C. (Eds.), *The Anther: Form, Function and Phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 92-110.
- Erdtman, G., 1948. Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times? *Geologisk Föreningens i Stockholm Förhandlingar* 70, 265-271.
- Eriksson, O., Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000. Seed Size and Dispersal Systems of Early Cretaceous Angiosperms from Famalicão, Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161, 319-329.
- Eschwege, G. Barão de, 1831. Memoria geognostica ou Golpe de vista do Perfil das estratificações das diferentes rochas, de que he composto o terreno desde a Serra de Cintra na linha Noroeste a Sudoeste até Lisboa, atravessando o Tejo até à Serra da Arrabida, e sobre a sua idade relativa. *História e Memórias da Academia Real das Sciencias de Lisboa*, Tomo XI, 253-280.
- Fontaine, W.M., 1889. *The Potomac or younger Mesozoic flora*. United States Geological Survey Monograph 15, Washington, D.C Government Printing Office, 377pp.
- França, J.C., Zbyszewski, G., 1963. Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B (Alcobaça). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Friedman, W.E., 2009. The meaning of Darwin's "abominable mystery". *American Journal of Botany* 96, 5-21.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 1988. Reproductive structure of Cretaceous Platanaceae. *Biologiske Skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 31, 1-55.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 1997. *Anacostia*, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with trichotomocolpate/monocolpate pollen. *Grana* 36, 225-244.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. 1990. Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 47-63.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1996. *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 35, 104-112.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 2011. *Canrightia resinifera* gen. et sp. nov., a new extinct angiosperm with *Retimonocolpites*-type pollen from the Early Cretaceous of Portugal: missing link in the eumagnoliid tree? *Grana*, 50, 3-30.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 1992. *Esgueira* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biologiske Skrifter. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 41, 1-45.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 8, 31-49.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 259-296.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000a. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161 (6 Suppl.), S169-S182.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000b. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39, 226-239.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410, 357-360.

- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101, 16565-16570.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2006a. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 251-293.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Schönenberger, J., 2006b. Normapolles plants: a complex of extinct fagalean lineages. *Plant Systematics and Evolution* 260, 107–140.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 341-361.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Schönenberger, J., 2003. *Endressianthus*, a new Normapolles producing plant genus of fagalean affinity from the Late Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 164 (5 Suppl.), S201-S223.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C.J., Grimm, G.W., Stampanoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature* 450, 549-552.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. & Crane, P.R., 2009a. Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales group. *American Journal of Botany* 96, 252-283.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Grimm, G.W., Crane, P.R., 2009b. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flowers from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Science* 170, 1086-1101.
- Fukarek, F., Schultze-Motel, J., Siegel, M. 1992. *Urania Pflanzenreich in 4 Bänden. Moose, Farne, Nacktsamer*. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Solé de Porta, N., Thévenard, F., Guignard, G., 2002a. *Frenelopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 45, 997–1036.
- Gomez, B., Thévenard F., Fantin, M., Guisberti, L., 2002b. Late Cretaceous fossil plants from the Bonarelli level in the Venetian (Southern) Alps. *Cretaceous Research* 23, 671–685.
- Groot, J.G., Groot, C.R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, Tomo XLVI, 133-176.
- Hasenboehler, B., 1981. *Étude Paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomanien du "Bassin Occidental Portugais" au sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadure, Portugal)*. These du Diplome du Docteur, Université Pierre et Marie Curie (Paris), France.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Dinis, J., Weissert, H., 2005. Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology* 33, 141-144
- Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Burla, S., Weissert, H., 2007. New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: Implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144, 39-76.
- Heer, O., 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal. *Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, Lisboa, 51pp.
- Hill, G., 1988, *The sedimentology and lithostratigraphy of the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Lusitanian Basin, Portugal*. Ph.D. Dissertation, The Open University, England.
- Hughes, N.F., 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. *Palaeontology* 4, 292-299.
- Hughes, R.A., 1994. *The Enigma of Angiosperms Origins*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Kedves, M., Diniz, F., 1967. Quelque type sporomorphes de sediments Crétacé d'Aveiro, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 52, 17–26.
- Kedves, M., Diniz, F., 1981. Probrevaxones, a new pollen group for the first Brevaxones form-genera from the Upper Cenomanian of Portugal. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 27, 383–402.
- Kedves, M., Hegedüs, M., 1975. Pollen grains of the *Interporopollenites* fgen. from sediments of the Upper Cretaceous period in Portugal. *Acta Biologica Szeged* 21, 43–62.
- Kedves, M., Pittau, P., 1979. Contribution a la connaissance des Pollens des Normapolles du Crétacé Supérieur du Portugal. *Pollen et Spores* 21, 169–209.
- Kerp, H., 1990. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios* 5, 548–569.
- Kullberg, J.C., 2000. *Evolução tectónica mesozóica da Bacia Lusitaniana*. Dissertação de Doutoramento, Universidade Nova Lisboa, Portugal.
- Kullberg, J.C., Rocha, R.B., Soares, A.F., Rey, J., Terrinha, P., Callapez, P., Martins, L., 2006. *A Bacia Lusitaniana: Estratigrafia, Paleogeografia e Tectónica*. In: Dias, R., Araújo, A., Terrinha, P., Kullberg, J.C. (Eds.), *Geologia de Portugal no Contexto da Ibéria*. Universidade de Évora, Évora, pp. 317–368.
- Kvaček, J. 2000. *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe). *Review of Palaeobotany and Palynology* 112, 51–78.
- Kvaček, J., Pačtová, B., 2001. *Bayerithecá hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. *Cretaceous Research* 22, 695–704.
- Kimura, T.; Saiki, K, Arai, T., 1985. *Frenelopsis choshiensis* sp. nov., a cheirolepidiaceous conifer from the Lower Cretaceous Choshi Group in the Outer Zone of Japan. *Proceedings of Japan Academy* 61B, 426–429.
- Lauverjat, J., 1982. *Le Crétacé Supérieur dans le Nord du Bassin Occidental Portugais*. Thèse du 3^{ème} Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, France.
- Lauverjat, J., Pons, D., 1978. Le gisement sénonien d'Esgueira (Portugal): stratigraphie et flore fossile. *Compte Rendu du 103^e Congrès National des Sociétés Savantes*, Nancy, 119–137.
- Leereveld, H., de Haan, P.J., Juhász, M., 1989. Stratigraphic evaluation of spore /pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine-Mediterranean Realm. *Laboratory of Palaeobotany and Palynology. Special Services Report 89/07*, 1–253.
- Lejal-Nicol, A., 1987. Flores nouvelles du Paléozoïque et du Mésozoïque d'Égypte et du Soudan Septentrional. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen A* 75, 151–248.
- Leinfelder, R.R., 1986. Facies, stratigraphy and paleogeographic analysis of Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 7, 1–215.
- Leinfelder, R.R., Wilson, R.C.L., 1998. Third order Sequences in an Upper Jurassic Rift-Related Second Order Sequence, Central Lusitanian Basin, Portugal. In: Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, Th., Vail, P. (Eds.). *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 60, 507–525.
- Lignier, O., 1894. *Végétaux fossiles de Normandie, structure et affinités du Bennettites morierei Sap. & Mar. (sp.)*. Imprimerie Lanier, Caen, France.
- Lima, W. de, 1900. Notícia sobre alguns vegetaes fósseis da flora senoniana (sensu lato) do solo português. *Comissão da Direcção dos Serviços Geológicos de Portugal*, Tomo IV, 1–12.

- Magallón, S., Crane, P.R., Herendeen, P.S., 1999. Phylogenetic pattern, diversity and diversification of eudicots. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 297–372.
- Manuppella, G., Ramalho, M., Antunes, M.T., Pais, J., 1987. Carta Geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 53-A (Faro). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Martens, P., 1971. *Les gnétophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Medus, J., 1981. Pollens Normapolles de coupes stratotypiques du Crétacé supérieur des Charentes et du Sénonien du Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 67, 19–28.
- Medus, J., Berthou, P.Y., 1980. Palynoflores dans la coupe de l'Albien de Foz do Folcão (Portugal). *Geobios* 13, 263–269.
- Medus, J., Boch, A., Parron, C., Lauverjat, J., Triat, J.M., 1980. Turonian Normapolles from Portugal and Southern France; correlations: a contribution to Project Mid- Cretaceous Events. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31, 105–153.
- Mendes, M.M., Dinis, J., Pais, J., Friis, E.M., 2011 Early Cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian Basin, western Portugal): an integrated palynological and mesofossil study. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166, 152–162.
- Mendes, M.M., Friis, E.M., Pais, J., 2008a. *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecaceae from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 149, 50–56.
- Mendes, M.M., Pais, J., Friis, E.M., 2008b. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales link. *Grana* 47, 211–219.
- Mendes, M.M., Pais, J., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2010. *Erdtmanithecaceae portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian–Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen. *Grana* 49, 26–36.
- Montenat, C., Guery, C., Jamet, C., Berthou, P.-Y., 1988. Mesozoic evolution of the Lusitanian Basin: comparison with the adjacent margin. In: Boillot, G., Winterer, E. L., Meyer, A.W. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 103, 757–775.
- Mougenot, D., 1989. *Geologia da margem portuguesa*. Documentos técnicos, Instituto Hidrográfico, Lisboa, 259pp.
- Olivet, J.L., Bonnin, J., Beuzart, P., Auzende, J. M., 1984. *Cinématique de l'Atlantique Nord et Central*. Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO) 108, Plouzané.
- Pais, J., Reyre, Y., 1981. Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* 22, 35–40.
- Pais, J., Trincão, P., 1983. Contribuições para o estudo paleobotânico do Grés Grosseiro Inferior (Arenitos do Carrascal): I.- A Jazida de Almas do Juncal. *Ciências da Terra* 7, 141–160.
- Pedersen, K.R., Crane, P.R., Friis, E.M., 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. *Grana* 28, 279–294.
- Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Crane, P.R., Friis, E.M., 2007. Early Cretaceous floral structures and *in situ* tricolpate-striate pollen: new early eudicots from Portugal. *Grana* 46, 176–196.
- Pelzer, G., Wilde, V., 1987. Klimatische Tendenzen während der Ablagerung der Wealden-Fazies in Nordwesteuropa. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 96, 239–263.
- Pinheiro, L.M., Wilson, R.C.L., Reis, R.P., Whitmarsh, R.B., Ribeiro, A., 1996. The western Iberia margin: a geophysical and geological overview. In: Whitmarsh, R.B., Sawyer, D.S., Klaus, A., Masson, D.G. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 149, 3–23.
- Pons, D., Lauverjat, J., Broutin, J., 1980. Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. *Mémoires de la Société Géologique de France* 139, 151–158.

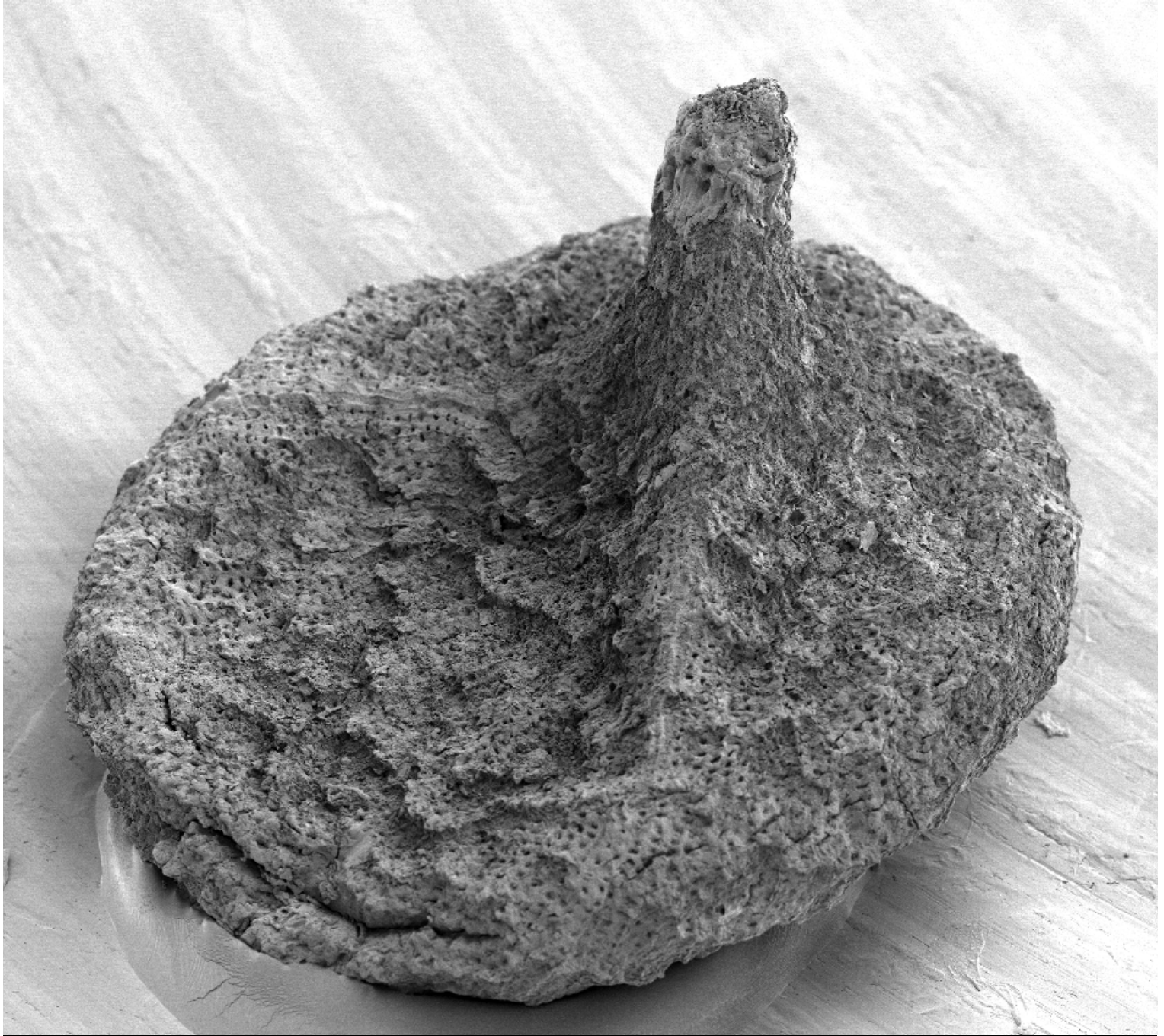
- Pratsch, J.C., 1958. Stratigraphisch – Tektonische untersuchungen im Mesozoicum von Algarve, Sud Portugal. *Beihefte Geologische Jahrbuch* 30, 123pp.
- Ramalho, M.M., 1971. Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique Superieur et Crétacé Inferieur des environs de Lisbonne (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Nova Série 19, 1-212.
- Ramalho, M.M., Rey, J., 1981. Réflexions sur la formation crétacée de Porto Mós (Algarve, Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 67, 35-39.
- Rasmussen E.S., Lomholt, S. Andersen C., Vejbaek O.V., 1998. Aspects of structural evolution of the Lusitanian Basin in Portugal and the shelf and slope area offshore Portugal. *Tectonophysics* 300, 199-255.
- Reis, R.P., Cunha, P.P., 1989. A definição litostratigráfica do Grupo do Buçaco na região da Lousã, Arganil e Mortágua (Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 75, 99-109.
- Reis, R.P., Dinis, J.L., Cunha, P.P., Trincão, P., 1996. Upper Jurassic Sedimentary Infill and Tectonics of the Lusitanian Basin (Western Portugal). In: Riccardi, A.C. (Ed.), *Jurassic Research. GeoResearch Forum* 1-2, 377-386.
- Reis, R.P., Cunha, P.P., Dinis, J.L., Trincão, P.R., 2000. Geologic evolution of the Lusitanian Basin (Portugal) during the Late Jurassic. In: Hall, R.L., Smith, P.L. (Eds.), *Proceedings 5th International Symposium on the Jurassic system. GeoResearch Forum* 6, 345–356.
- Rey, J., 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Nova Série 21, 1-477.
- Rey, J., 1979. Le Crétacé inférieur de la marge atlantique portugaise: Biostratigraphie, organization séquentielle, évolution paléogéographique. *Ciências da Terra* 5, 97-121.
- Rey, J., 1982. Dynamique et paléoenvironnements du Bassin Mésozoïque d'Estremadura (Portugal), au Crétacé inférieur. *Cretaceous Research* 3, 103-111.
- Rey, J., 1983. Le Crétacé de l'Algarve: Essai de Synthèse. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 69, 87–101.
- Rey, J., 1986. Micropaleontological assemblages, paleoenvironments and sedimentary evolution of Cretaceous deposits in the Algarve (Southern Portugal). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 55, 233-246.
- Rey, J., 1992. Les unités lithostratigraphiques du Crétacé inférieur de la région de Lisbonne. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 78, 103-124.
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Groupe de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 79, 75-85.
- Rey, J., 2006. Stratigraphie séquentielle et séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Ciências da Terra*, Volume Especial 6, 120 pp.
- Rey, J., 2010. La dynamique sédimentaire des Bassins Lusitanien et de l'Algarve au Crétacé Inférieur. *Ciências da Terra* 17, 45-52.
- Rey, J., Bilotte M., Peybernes, B., 1977. Analyse biostratigraphique et paléontologique de l'Albien d'Estremadura (Portugal). *Géobios* 10, 369-393, Lyon.
- Rey, J., de Graciansky, P.-C., Jacquin, Th., 2003. Les séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 90, 15-42.
- Rey, J., Dinis, J.L., Callapez, P., Proença Cunha, P. (2006). *Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Cretácico de Portugal*. Cadernos de Geologia de Portugal, INETI, Lisboa, 75pp.
- Rey, J., Ramalho, M.M., 1974. Le Crétacé inférieure de l'Algarve occidental (Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 57, 155-181.

- Ribeiro, C., 1857. Reconhecimento geológico e hydrologico dos terrenos das visinhanças de Lisboa, com relação ao abastecimento das águas d'esta cidade. *História e Memórias da Academia Real das Sciencias de Lisboa*, Tomo II, 153pp.
- Ribeiro, A., Antunes, M.T., Ferreira, M.P., Rocha, R.B., Soares, A.F., Zbyszewski, G., Moitinho de Almeida, F., de Carvalho, D., Monteiro, J.H., 1979. *Introduction à la géologie générale du Portugal*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 114pp.
- Ribeiro, A., Silva, J.B., Cabral, J., Dias, R., Fonseca, P., Kullberg, M.C., Terrinha, P., Kullberg, J.C., 1996. *Tectonics of the Lusitanian Basin*. Final Report C.E.C., Project MILUPOBAS, Lisboa.
- Riegel, W., Wilde, V., Pelzer, G., 1986. Erste Ergebnisse einer paläobotanischen Grabung in der fluviatilen Wealden-Fazies des Osterwaldes bei Hannover. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 86, 137-170.
- Rocha, R.B., Manuppella, G., Mouterde, R., Ruget, C., Zbyszewski, G., 1981. Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 19-C (Figueira da Foz). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Rocha, R.B., Marques, B.L., Kullberg, J.C., Caetano, P.C., Lopes, C., Soares, A.F., Duarte, L.V., Marques, J.F., Gomes, C.R., 1996. *The 1st and 2nd rifting phases of the Lusitanian Basin: stratigraphy, sequence analysis and sedimentary evolution*. Final Report C.E.C., Project MILUPOBAS, Lisboa.
- Rocha, R.B., Soares, A.F., 1984. Algumas reflexões sobre a sedimentação jurássica na orla meso-cenozóica ocidental de Portugal. *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico da Universidade de Coimbra* 97, 133-142.
- Romariz, C., 1946. Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Boletim do Museu de Mineralogia e Geologia da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa* 1946, 135-149.
- Rothwell, G.W., Stockey, R.A., 2002. Anatomically preserved *Cycadeoidea* (Cycadeoidaceae), with a re-evaluation of systematic characters for the seed cones of Bennettitales. *American Journal of Botany* 89, 1447-1458.
- Rothwell, G.W., William, L.C., Stockey, R.A., 2009. Is the Anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales. *American Journal of Botany* 96, 296-322.
- Rydin, C., Pedersen, K.P., Friis, E.M., 2004. On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101, 16571-16576.
- Rydin, C., Pedersen, K.R., Crane, P.R., Friis, E.M., 2006. Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Annals of Botany* 98, 123-140.
- Saiki, K., 1997. *Frenelopsis pombetsuensis*: a new cheirolepidiaceae conifer from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research* 1, 126-131.
- Saporta, G., 1894. Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique. *Direction des Travaux Géologiques du Portugal*, Lisboa, 288 pp.
- Schönenberger, J., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2001. Normapolles flowers of fagalean affinity from the Late Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 226, 205-230.
- Sharpe, D., 1841. On the geology of the neighbourhood of Lisbon. *Transaction of the First Geological Conference of the Geological Society of London* VI, sections 1, 9, 11, 12, 13.
- Sharpe, D., 1850. On the secondary district of Portugal which lies on the north of the Tagus. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 6, 136-201.

- Soares, A. F., 1966. Estudo das formações pós-jurássicas das regiões de entre Sargento-Mor e Montemor-o-Velho (margem direita do Rio Mondego). *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico da Universidade de Coimbra* 62, 343pp.
- Soares, A. F., 1972. Contribuição para o estudo do Cretácico em Portugal (o Cretácico superior da Costa de Arnes). *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico da Universidade de Coimbra* 74, 1-56.
- Soares, A. F., 1980. A “Formação Carbonatada” na região do Baixo-Mondego. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 66, 99-109.
- Soares, A.F., Marques, F., 1973. Os equinídeos cretácicos da região do Rio Mondego (estudo sistemático). *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico da Universidade de Coimbra* 75, 1-45.
- Sucerquia, P., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C, Moreno-Sánchez, M., 2008. Frenelopsid conifers in the northern South America and its stratigraphic, paleogeographic and paleoclimatic significance. IPC-XII/IOPC-VIII Bonn, Germany 2008 Abstract Volume. *Terra Nostra* 2008/2, 271.
- Takahashi, M., Crane, P.R., Ando, H., 1999. *Esgueiria futabensis* sp. nov., a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) of northeastern Honshu, Japan. *Paleontological Research* 3, 81–87.
- Teixeira, C., 1945. *Nymphéacées Fossiles du Portugal*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa.
- Teixeira, C., 1946. Flora cretácica de Esgueira (Aveiro). *Portugaliae Acta Biologica* 1, 235–242.
- Teixeira, C., 1947. Nouvelles recherches et revision de la flore de Cercal. *Broteria – Série de Ciências Naturais*, vol 16 (43), fasc. 1, 5–14.
- Teixeira, C., 1948. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte I. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 119 pp.
- Teixeira, C., 1950. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte II. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 33 pp.
- Teixeira, C., 1952. Notes sur quelques gisements des végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa* 2, 133-154.
- Teixeira, C., Zbyszewski, G., 1968. Carta geológica de Portugal na escala de 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 23-C (Leiria). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Tekleva, M.V., Krassilov, V.A., Kvaček, J., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. *Acta Palaeobotanica* 46, 137-155.
- Thoday, M.G., Berridge, E.M., 1912. The anatomy and morphology of the inflorescences and flowers of *Ephedra*. *Annals of Botany* 26, 953-985.
- Trevisan, L., 1980. Ultrastructural notes and considerations on *Ephedrites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy). *Pollen et Spores* 22, 85-132.
- Trincão, P., 1985. *Estudo palinostratigráfico do Cretácico Inferior Português ante-Albiano*. Dissertação de Mestrado. Edição do Centro de Geociências da Universidade de Coimbra (INIC), Portugal.
- Trincão, P., 1990. *Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia*. Dissertação de Doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F. 1982. *Ferns and Allied Plants*. With Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York.

- Uchupi, E., Emery, K.O., 1991. Pangean devergence margins: historical perspective. *Marine Geology* 102, 1-28.
- Vail, P.R., Colin, J.P., Du Chene, R.J., Kuchly, J., Mediavilla, F., Trifilieff, V., 1987. La Stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations stratigraphiques dans le Jurassique du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* 7, 1301-1321.
- von Balthazar, M., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2005. *Teixeiraea lusitanica* gen. et sp. nov., a ranunculalean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 255, 55-75.
- van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 2002. Ecology of some Jurassic ferns in Eurasia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 199, 113-124.
- Watson, J., 1969. A revision of the English Wealden flora, I. Charales-Ginkgoales. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 17, 209-254.
- Watson, J., 1977. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA and England. *Palaeontology* 20, 715-749.
- Watson, J., 1988. *The Cheirolepidiaceae*. In: Beck, C.B. (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 382-447.
- Watson, J., 1983. A new species of the conifer *Frenelopsis* from the Cretaceous of Sudan. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86, 161-167.
- Watson, J., Sincock, C.A., 1992. *Bennettitales of the English Wealden*. The Palaeontographical Society, London.
- Watson, J., Alvin, K.L., 1996. An English Wealden floral list, with comments on the possible environmental indicators. *Cretaceous Research* 17, 5-26.
- Wilson, R.C.L., 1988. Mesozoic development of the Lusitanian basin, Portugal. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 1, 393-407.
- Wilson, R.C.L., Hiscott, R.N., Willis, M.G., Gradstein, F.M., 1989. The Lusitanian Basin of West-Central Portugal: Mesozoic and Tertiary tectonic, stratigraphic and subsidence history. *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 46, 341-362.
- Whitmarsh, R.B., Wallace, P.J., 2001. The rift-to-drift development of the west Iberian nonvolcanic continental margin: a summary and review of the contribution of the Ocean Drilling Program Leg 173. In: Beslier, M.O., Whitmarsh, R.B., Wallace, P.J., Girardeau (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 173, 1-36.
- Yang, Y., Geng, B.-Y., Dilcher, D.L., Chen, Z.-D., Lott, T.A., 2005. Morphology and affinities of an Early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae). *Acta Botanica Sinica* 8, 13-21.
- Zbyszewski, G., Moitinho d'Almeida, F., Torre de Assunção, C., 1955. Carta geológica de Portugal na escala de 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 30-C (Torres Vedras). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Zbyszewski, G., Ferreira, O.V., Manuppella, G., Torre de Assunção, C., 1965. Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 38-B (Setúbal). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Zbyszewski, G., Ferreira, O.V., Manuppella, G., Torre de Assunção, C., 1966. Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 30-B (Bombarral). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.
- Ziegler, A.M., Eshel, G., Rees, P.M., Rothfus, T.A., Rowley, D.B., Sunderlin, D., 2003. Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia* 36, 227-254.

ARTIGO I



Erdtmanispermum juncalense sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal

Mário Miguel Mendes ^{a,*}, Else Marie Friis ^b, João Pais ^a

^a Geological Studies Centre, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal

^b Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, SE-10405 Stockholm, Sweden

Received 25 July 2007; received in revised form 22 October 2007; accepted 31 October 2007

Available online 21 November 2007

Abstract

Well-preserved lignitic seeds are described from Early Cretaceous sediments (probably Berriasian) exposed in the Vale Painho clay pit complex near the small village of Juncal in the Estremadura region, Western Portugal. The seeds are small, weakly triangular in transverse section, about 1.05–1.5 mm long and 0.75–1.1 mm broad, with elongated distinctly pointed micropylar area at the apex and rounded base. The seeds have clear affinity with the extinct *Erdtmanispermum* (Erdtmanithecales) and are assigned to a new species *Erdtmanispermum juncalense* based on the distinct rugulate outer envelope and the ovoid to guttiform outline. The description of the mesofossils provided here is the first report of Erdtmanithecales seeds from the Early Cretaceous of Portugal and adds to our knowledge of the diversity and geographic distribution of Cretaceous *Eucommiidites*-producing plants.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Erdtmanithecales; *Erdtmanispermum*; fossil seeds; mesofossils; Early Cretaceous; Portugal

1. Introduction

The Erdtmanithecales are an order of Mesozoic plants established to accommodate seeds and pollen organs with *in situ* pollen grains assignable to the dispersed pollen genus *Eucommiidites* Erdtman (Friis and Pedersen, 1996). The group first appeared in the Early Jurassic where it is known from dispersed pollen only (Erdtman, 1948). It proliferated during the Jurassic and Early Cretaceous and became extinct during the early part of the Late Cretaceous. Currently most Jurassic records are based on dispersed pollen while several mesofossil remains are known from the Cretaceous together with *in situ* and dispersed pollen. Seeds with *Eucommiidites* pollens grains

in the micropyle have been assigned to three different fossil genera, *Erdtmanispermum* Pedersen, Crane & Friis (1989), *Spermatites* Miner (1935) and *Allicospermum* Harris (1935), and include the following species: *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane and Friis (1989; Early Cretaceous of Bornholm, Denmark), *Spermatites pattensis* Hughes (1961; Early Cretaceous of Southern England), *Spermatites patuxensis* Brenner (1963, 1967; Early Cretaceous of Maryland, USA) and *Allicospermum retemirum* Harris (Reymanóvna, 1968; Early Jurassic of Grojec, Poland). Pollen organs that can be assigned to the Erdtmanithecales include *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane & Friis (1989; Late Cretaceous of Texas, USA), *Eucommiitheca hirsuta* Friis & Pedersen (1996; Early Cretaceous of Beira Litoral, Portugal) and *Bayeritheca hughesii* Kvacek & Pacltová (2001; Late Cretaceous of Bohemia, Czech Republic).

Pollen grains assigned to *Eucommiidites* were first described from the Early Jurassic of Scania (Southern Sweden) by Erdtman (1948) for dispersed pollen grains with three colpi. The original material was compared to pollen of extant angiosperms and the

* Corresponding author. Present address: Geological Studies Centre, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal. Tel.: +351 21 2948573; fax: +351 21 2948556.

E-mail addresses: mmendes@mail.telepac.pt (M.M. Mendes), else.marie.friis@nrm.se (E.M. Friis), jjp@fct.unl.pt (J. Pais).

three colpi were homologised with the three colpi of eudicot angiosperms that are parallel to the polar axis and arranged symmetrically around the equator. *Eucommiidites* was later interpreted as an unusual gymnosperm pollen with one main distal colpus flanked by two subsidiary lateral colpi or a ring colpus in a more or less equatorial position (Couper, 1956, 1958). On the basis of variation in size, wall structure and aperture configuration several species have been established from a wide geographic area (Erdtman, 1948, 1952; Groot and Penny, 1960; Hughes, 1961; Schultz, 1967; Kemp, 1970; Orlowska-Zwolinska, 1971; Srivastava, 1977; Scheuring, 1978). *Eucommiidites* pollen grains discovered *in situ* in the micropyle of small fossil seeds from the Early Jurassic and from the Early Cretaceous (Hughes, 1961; Brenner, 1963, 1967; Reymanówna, 1968; Pedersen et al., 1989) have confirmed the gymnosperm relationship. Based largely on the granular structure of the exine and the possible homology between the two subsidiary colpi of the *Eucommiidites* and the grooves of the longitudinal ridges in *Ephedra* and *Welwitschia* pollen grains, a close relationship with Gnetales has been suggested (Doyle et al., 1975; Trevisan, 1980; Crane, 1985). Relationship of Erdtmanithecales with Gnetales was further corroborated by features observed in the well-preserved seeds of *Erdtmanispermum* and the microsporangiate structures of *Erdtmanithec*a and *Eucommiithec*a (Pedersen et al., 1989; Friis and Pedersen, 1996) and by a recent phylogenetic analysis that recognizes a Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales clade, sister to angiosperms and *Caytonia* (Friis et al., 2007). Among reproductive features linking Erdtmanithecales to Bennettitales and Gnetales is the presence in the seeds of an outer sclerenchymatous tissue surrounding a thin membranous integument that is extended into a long, narrow micropylar tube, and a thin nucellus (Pedersen et al., 1989; Friis et al., 2007). The *Eucommiidites* pollen grains are also comparable to those of Gnetales and Bennettitales in having a granular infratectal layer

(Friis et al., 2007). Several other pollen types assigned to *Eucommiidites* have been found in male reproductive structures (Tekleva et al., 2006). Both pollen and reproductive organs differ from the taxa mentioned above, most notably, none of the pollen described by Tekleva et al. (2006) have a granular infratectal pollen wall structure that characterize the pollen of Erdtmanithecales.

In Portugal, Erdtmanithecales are currently known from the pollen organ *Eucommiithec*a *hirsuta* described from the Early Cretaceous (Barremian–Aptian?) of Vila Verde, Western Portugal (Friis and Pedersen, 1996). Further, dispersed pollen grains of *Eucommiidites* has been reported from several Early Cretaceous dispersed palynofloras of the Estremadura region, Western Portugal (Lagosteiros, Forte de Santa Susana, Forte da Crismina and S. Julião beach) ranging in age from the Berriasian to Albion (Trincão, 1990).

We described here seeds of Erdtmanithecales from the Early Cretaceous floras in Portugal. The fossil seeds are almost identical in gross morphology to those of *Erdtmanispermum balticum* from the Early Cretaceous (Berriasian–Valanginian) of Bornholm, Denmark, but are distinguished in details of the seed envelope and shape and are assigned to a new species *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais sp. nov., adding to the know diversity and geographic distribution of the group.

2. Materials and methods

The fossil seeds described here were extracted from the sediment samples collected in the Vale Painho opencast clay pit complex, near the village of Juncal, in the Estremadura region, Western Portugal (39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W) (Fig. 1).

The fossils were isolated from a dark-grey mudstone horizon located near the paraconformity between the units of “Grés

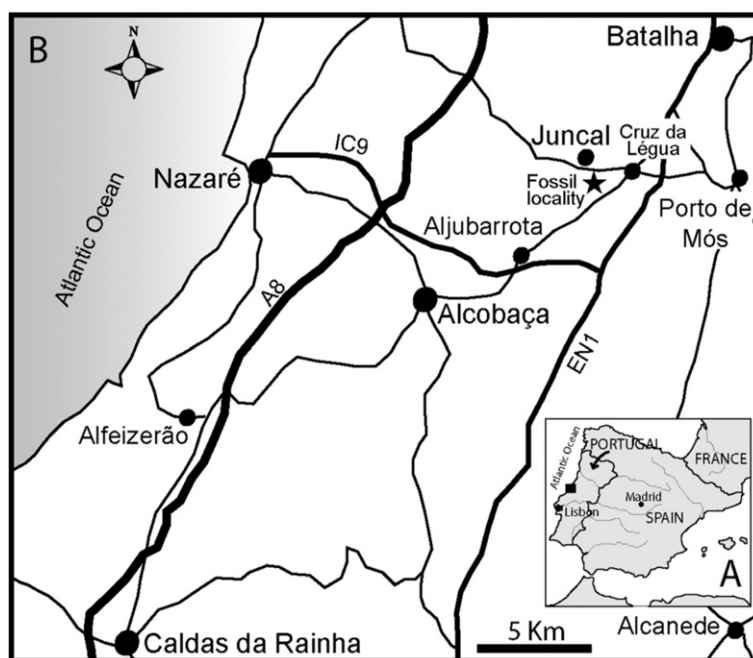


Fig. 1. (A) Geographical location of the Estremadura region in Western Portugal. (B) Map with the situation of the fossil locality near the village of Juncal. The asterisk indicates the approximate position of the opencast clay pit complex where the specimens were collected.

superiores com vegetais e dinossáurios” and “Complexos Gresosos da Nazaré e Cós-Juncal” (according to the local 1/50 000 geological map; Carta Geológica de Portugal, Folha 26-B Alcobaça, Zbyszewski et al., 1961). The lower unit formerly assigned to the “Grés superiores com vegetais e dinossáurios” is currently known as the Bombarral formation (remains to be formally established; informal classification following Leinfelder, 1986; Rey et al., 2006) and the upper unit formerly assigned to “Complexos Gresosos da Nazaré e Cós-Juncal” is now included in the Figueira da Foz Formation that was recently defined (Dinis, 1999, 2001). New exposures and field observations in the clay pit complex by J.L. Dinis (personal communication) show that the fossil bearing bed is immediately below a very coarse conglomerate level thought to represent the base of the Figueira da Foz Formation. The fossil bearing beds therefore are ascribed to the uppermost part of the Bombarral formation in the studied area (Fig. 2).

The paraconformity is a regional unconformity that records the rifting break-up of the Western Iberian margin (Wilson et al., 1989; Rey et al., 2003) and constitutes a good stratigraphic marker. Basin-wide correlation between the sedimentary sequences and the lithostratigraphic units (Leinfelder and Wilson, 1998; Reis et al., 2000; Rey et al., 2006) indicates that the Bombarral formation is laterally equivalent to the Lourinhã and Farta Pão Formations (respectively, continental siliciclastics and marginal marine to brackish carbonates; Wilson et al., 1989), and its upper part is a lateral equivalent of the Porto da Calada Formation and of the Serreira Formation (respectively, estuarine clastics and marginal marine carbonates, and fluvial siliciclastics; Rey, 1993). The upper part of the Farta Pão Formation contains an assemblage of foraminifera, ostracods and charophytes indicating a Berriasian age (Ramalho, 1971; Rey, 1972), and the Porto da Calada Formation is also dated as Berriasian based on the occurrence of

dinocysts (Berthou and Leereveld, 1990). Therefore, the uppermost part of the Bombarral formation is probably Berriasian in age. However, there are few local uncertainties relating to possible erosion during the time gap between the deposition of the Bombarral formation and the tectonic episode responsible for the deposition of the Figueira da Foz Formation. Nevertheless, the studied outcrop section is located in the axis of the Late Jurassic Bombarral sub-basin, and the interpretation of the stratigraphic sequence of seismic sections does not exhibit significant truncation in this context (Alves et al., 2003). Therefore, the age of the fossil bearing levels in the Vale Painho clay pit complex is most likely Berriasian.

In general, the fossils are lignitic with the original three-dimensional form slightly compressed. Bulk samples were dried in the laboratory, disaggregated in water and sieved over a 125 µm mesh, using a hand-shower. The fossil seeds described in this paper were isolated from five sediment samples collected in the same horizon in the Vale Painho open clay pit complex (near the village of Juncal) by M.M. Mendes and J.L. Dinis in 2005. The samples are poor in species diversity but relatively rich in number of gymnosperm specimens. Sediment samples collected in two neighbouring clay pits in the Juncal area and in distinct horizons of Late Aptian to Early Albian ages, also produced mesofossil floras, but seeds of *Erdtmanispermum* were not found in any of these assemblages.

The fossils were cleaned with hydrofluoric (40% HF) and hydrochloric (10% HCl) acids, thoroughly rinsed in water and air dried. The specimens were primarily observed using a stereomicroscope. Specimens selected for scanning electron microscopy were mounted on polished aluminium stubs and coated with gold for 60 s with a spotter coater, and examined using a Hitachi Field S-4300 scanning electron microscope (FE-SEM) at 2 kV, at the Swedish Museum of Natural History.

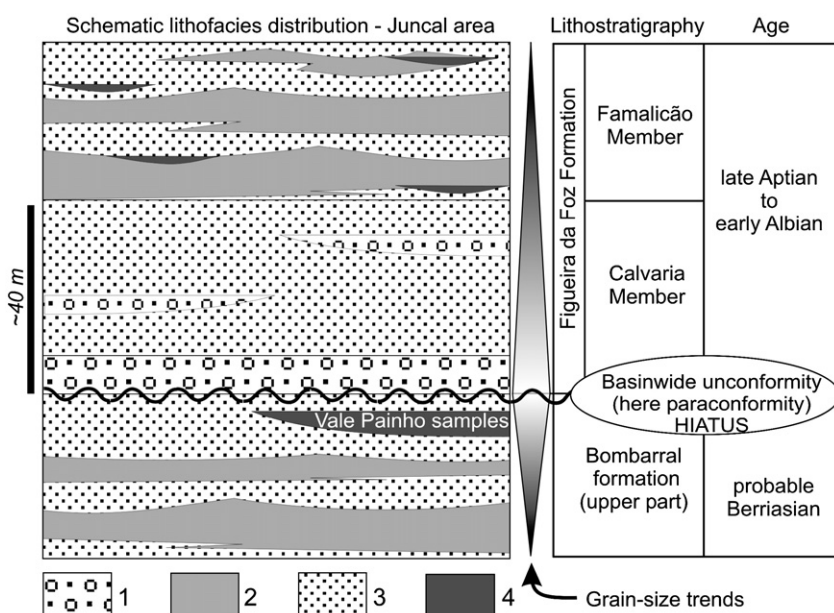


Fig. 2. Lithostratigraphy, chronostratigraphy and location of the Vale Painho (Juncal) fossiliferous site after J.L. Dinis (personal communication). 1 — conglomerates; 2 — lutites and sandstones; 3 — coarse sandstones and conglomerates; 4 — carbonaceous lutites (samples with palaeobotanical remains). Note the peculiar lithology of the sampled level and sharp grain size contrast between the Bombarral and the Figueira da Foz units, underlined by an erosional unconformity.

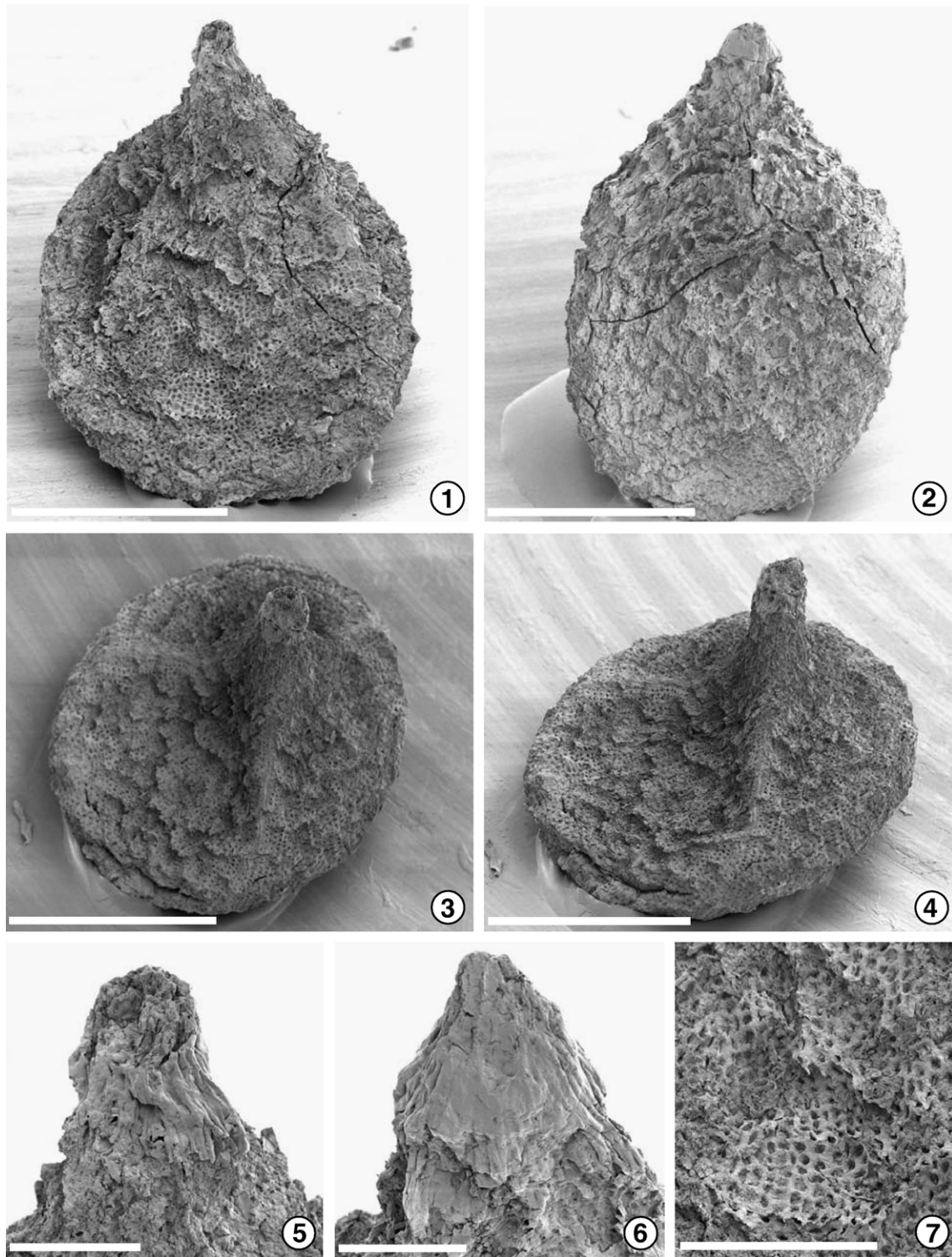


Plate I. *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal (Juncal village). SEM-micrographs of seeds.

- (1). Holotype, seed showing the ovoid form, the rounded base, the rugulate outer surface, the distinctly pointed apex and the sclerenchymatic cells of the outer envelope (P-0030).
- (2). Paratype, showing the guttiform shape, the attachment scar and the epidermis remains in the micropylar area (P-0028).
- (3, 4). Paratype, specimen showing the three-angled nature of the seed envelope, the prominent pointed apex and the distinctly rugulate sclerenchyma layer of the outer envelope (P-0029).
- (5). Apical part of the seed showing the closed micropyle (P-0030).
- (6). Apical part of the holotype showing remains of the epidermis in the pointed micropylar area with longitudinally arranged cells (P-0028).
- (7). Detail of holotype showing the well-preserved sclerenchyma cells of the outer seed envelope (P-0030). Scale bars: (1–4)=500 μm ; (5–6)=100 μm and (7)=200 μm .

Specimens described in this paper are deposited in the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Portugal (P).

3. Results

3.1. Systematic description

Spermatophyta

Order: Erdtmanithecates Friis & Pedersen, 1996

Family: Erdtmanithecaceae Friis & Pedersen, 1996

Genus: *Erdtmanispermum* Pedersen, Crane & Friis, 1989

Erdtmanispermum juncalense Mendes, Friis & Pais sp. nov. (Plate I, 1–7)

Specific diagnosis: As for the genus with the following distinguishing characters: seeds ovoid to guttiform in outline shape. Outer envelope distinctly rugulate.

Derivation of specific name: The specific epithet *juncalense* is derived from the village of Juncal close to where the specimens were collected.

Holotype: P0030 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58; illustrated Plate I, 1, 5, 7).

Paratypes: P0028 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58; illustrated Plate I, 2, 6), P0029 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58; illustrated Plate I, 3, 4), P0031 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58), P0033 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58), P0034 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 58), P0035 (Juncal–Vale Painho clay pit, sample 57).

Type locality: Juncal–Vale Painho clay pit, Estremadura region, Portugal (39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W).

Stratigraphic position: Top of the Bombarral formation.

Age: Early Cretaceous (probably Berriasian).

3.2. Description and comments

3.2.1. Shape and size of seeds

The *Erdtmanispermum juncalense* material comprises seven dispersed seeds compressed and distorted to various degrees. The seeds are closely similar to those of *Erdtmanispermum balticum* and interpretation of seed organisation based on this, better preserved, species. Seeds range between 1.05–1.5 mm in length and 0.75–1.1 mm in width. They are ovoid to guttiform in longitudinal view and rounded to weakly triangular in cross-section, rounded at the base and apically tapering into an elongated narrow micropylar region (Plate I, 1–4). The micropyle is closed in all specimens and no pollen grains were found *in situ* (Plate I, 5, 6). The basal attachment scar is not clearly differentiated (Plate I, 1, 2). Well marked longitudinal sutures along the three edges emphasise the three-angled form in some specimens and a triangular form can also be observed in apical view (Plate I, 3, 4). Due to the preservation only the outer seed surface of the seeds could be observed in detail. The seeds are typically abraded exposing a distinctly rugulate sclerenchyma layer of the outer seed envelope. The outer epidermis of this envelope is preserved near the apex of the seeds in the micropylar region in all of the seeds and occasionally near the base of the seed (Plate I, 6). The preserved epidermis consists of

longitudinally aligned cells covered by a thick cuticle and is distinct from the sclerenchyma layer in LM by its darker colour and glossy appearance. The sclerenchyma layer is generally well-preserved and consists of more or less isodiametric cells about 9–10 µm in diameter (Plate I, 7). The outer part of the sclerenchyma layer bears irregular transverse and slightly undulate sharp ridges. There is no information on the inner part of the seed envelope. It is thus unknown whether the inner lining was glabrous or papillate. Also information about the integument and the other internal tissues is lacking.

4. Discussion and conclusions

Based on the three-valved sclerenchymatous seed envelope and narrow elongate micropylar region the fossil seeds described here are assigned to *Erdtmanispermum*, an extinct genus of the order Erdtmanithecates established by Friis and Pedersen (1996) for *Eucommiidites*-producing plants.

The seeds are closely similar to those of *Erdtmanispermum balticum* from the Early Cretaceous (Berriasian–Valanginian) of Bornholm, Denmark (Pedersen et al., 1989) established to accommodate small ovoid to ellipsoid seeds with a distinctly pointed micropylar area and a rounded to weakly triangular shape in transverse section containing *Eucommiidites* pollens in the micropyle and with a three-parted outer seed envelope.

The seeds from Juncal and Bornholm are small, ranging between 1.0 and 1.5 mm in length, ovate in longitudinal outline, rounded at the base and gradually narrowing into an elongated and distinctly pointed micropylar region. However, the distinctly and marked rugulate outer surface of the Portuguese seeds together with their characteristic ovoid to guttiform shape distinguished the Juncal seeds from *Erdtmanispermum balticum* and they are here assigned to a new species, *Erdtmanispermum juncalense*. In both species, the outer epidermis of the seed envelope is poorly preserved, but the elongated cells of micropylar region are closely similar, arranged in longitudinal rows and covered by a thick cuticle. In both species, the sclerenchymatic layer is well-preserved and cells are small and isodiametric (approx. 9–10 µm).

In *Erdtmanispermum balticum* and *Erdtmanispermum juncalense* the outer envelope is three-parted giving the seeds a weakly triangular shape in transverse section. This three-parted nature of the seed envelope could reflect an origin of the envelope from bracts as has been suggested for the envelopes surrounding the seeds of extant Gnetales (see discussion in Crane, 1985).

A number of small seeds with the same general structure as *Erdtmanispermum* with a valvate sclerenchyma envelope surrounding a membranous integument extended into a long pointed micropyle have been described recently from Early Cretaceous mesofossil floras of Portugal and North America. These include seeds assigned to the extant genus *Ephedra* L. based on the presence of an inner papillate lining in the micropylar region of the outer envelope and polyplacate ephedroids pollen *in situ* in the micropyle (Rydin et al., 2004; Rydin et al., 2006) and to the extinct genus *Ephedrispermum* Rydin, Pedersen, Crane & Friis (2006) based on strong similarity to

seeds of extant *Ephedra*, but lacking defining characters of the extant genus (papillae and ephedroids pollen). These seeds all have a four-parted outer envelope in contrast to three-parted envelope of *Erdtmanispermum*. They are typically smooth, but similar to the *Erdtmanispermum* seeds, some taxa have a rugulate surface of transverse ridges (Yang et al., 2005; Rydin et al., 2006). Other small four-angled and transversely rugulate seeds are distinct from *Ephedra*, but though to be linked to other Gnetales and Bennettitales (Friis et al., 2007). Further, related seed types recovered from the same horizon as *Erdtmanispermum juncalense* have a similar organisation with a membranous integument surrounded by an outer envelope, but these seeds are bi-symmetrical with the outer envelope composed of two valves (Mendes et al., in preparation).

The new species described here adds to the know diversity of this Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales complex of plants that may have played an important role in the Early Cretaceous vegetation. The mesofossil assemblage of the Juncal–Vale Painho clay pit containing the *Erdtmanispermum* seeds is characterized by low species diversity. Currently, seven species have been identified; all assigned to non-angiospermous seed plant groups with four species of conifers and three species related to the Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales complex.

The palynological assemblage from the same samples is dominated by spores of ferns with very few dispersed gymnosperms pollen (Mendes, work in progress).

Other Early Cretaceous meso- and megaflores from the same area (unpublished material and material from the Juncal flora of Friis et al., 1994 — collected at a locality Northeast of Vale Painho clay pit complex) contain a diversity of angiosperm remains. These fossil bearing sediments probably belong to the Famalicão Member in the lower part of the Figueira da Foz Formation thought to be Late Aptian to Early Albian in age (Dinis et al., 2002; Rey et al., 2006). The differences between the plant associations above and below the conglomerate in the Juncal and Vale de Água area corroborate the existence of a hiatus below the conglomerate. The age assignment of the sediments of the Bombarral formation at the Vale Painho is further supported by the close similarity of the some of the Vale Painho elements to taxa from the Bornholm (Denmark) plant assemblage containing *Erdtmanispermum balticum*, which is dated as Berriasian to Valanginian based on ostracodes and dinoflagellate cysts (Pedersen et al., 1989).

Acknowledgments

The authors thank Professor Jorge Dinis for stratigraphic information and for assistance in locating the fossil locality; Dr. Eduarda Ferreira for technical assistance with the washing of the samples in the laboratory and Yvonne Arremo for technical assistance with the scanning electron microscopy. This research was supported by a SYNTHESYS grants which was made available by the European Community - Research Infrastructure Action under the FP6 Structuring the European Research Area Programme (SE-TAF 2866) and by a fellowship from the “Fundação para a Ciência e a Tecnologia” (SFRH/BD/24849/2005) to Mário Miguel Mendes.

References

- Alves, T.M., Manuppella, G., Gawthorpe, R.L., Hunt, D.W., Monteiro, J.H., 2003. The depositional evolution of diapir and fault-bounded rift basins: examples from the Lusitanian Basin of West Iberian. *Sediment. Geol.* 162, 273–303.
- Berthou, P.Y., Leereveld, H., 1990. Stratigraphic implications of palynological studies on Berriasian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 66, 314–344.
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. *Md. Dep. Geol. Mines Water Resour. Bull.* 27, 1–215.
- Brenner, G.J., 1967. The Gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman. 1948. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 5, 123–127.
- Couper, R.A., 1956. Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman. *New Phytol.* 55, 280–285.
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica B* 103, 75–179.
- Crane, P.R., 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72, 716–793.
- Dinis, J.L., 1999. Estratigrafia e sedimentologia da formação da Figueira da Foz. Aptiano a Cenomaniano do sector norte da Bacia Lusitânica. Ph.D. Thesis, Universidade de Coimbra, Portugal.
- Dinis, J.L., 2001. Definição da Formação da Figueira da Foz - Aptiano a Cenomaniano do sector central da margem oeste ibérica. *Commun. Inst. Geol. Min.* 88, 127–160.
- Dinis, J., Rey, J., de Graciansky, P.-C., 2002. Le Bassin Lusitanien (Portugal) à l’Aptien supérieur-Albien: organisation séquentielle, proposition de corrélations, évolution. *C. R. Geoscience* 334 (10), 757–764.
- Doyle, J.A., Van Campo, M., Lugardon, B., 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. *Pollen Spores* 17, 265–271.
- Erdtman, G., 1948. Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times? *Geol. Fören. Stockh. Förh.* 70, 265–271.
- Erdtman, G., 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. *Angiosperms*. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1996. *Eucommiithecra hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 35, 104–112.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.C., 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Syst. Evol.* 8, 31–49.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C.J., Guido, W., Grimm, G.W., Stamparoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature* 450, 549–552.
- Groot, J.J., Penny, J.S., 1960. Plant microfossils and age of nonmarine Cretaceous sediments of Maryland and Delaware. *Micropalaeontology* 6, 225–236.
- Harris, T.M., 1935. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, 4. Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. *Medd. GrOnl.* 112, 45–148.
- Hughes, N.F., 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. *Palaeontology* 4, 292–299.
- Kemp, E.M., 1970. Aptian and Albian miospores from southern England. *Palaeontographica B* 131, 73–143.
- Kvacek, J., Pacltová, B., 2001. *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. *Cretac. Res.* 22, 695–704.
- Leinfelder, R.R., 1986. Facies, stratigraphy and paleogeographic analysis to Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal. *Münch. Geowiss. Abh.* 7, 215.
- Leinfelder, R.R., Wilson, R., 1998. Third order sequence stacking patterns and variability in an Upper Jurassic rift-related siliciclastic–carbonate succession, central Lusitanian Basin, Portugal. In: de Graciansky, P.-C., Farley, M.B., Jacquin, Th., Vail, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. Soc. Econ. Paleontol. Miner., vol. 60, pp. 507–525.
- Miner, E.L., 1935. Paleobotanical examinations of Cretaceous and Tertiary coals. *Am. Midl. Nat.* 16, 585–625.
- Orłowska-Zwolińska, T., 1971. On several stratigraphically important species of sporomorphs occurring in the Keuper of Poland. *Acta Soc. Pol.* 40, 633–651.

- Pedersen, K.R., Crane, P.R., Friis, E.M., 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. *Grana* 28, 279–294.
- Ramalho, M.M., 1971. Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique Supérieur et Crétacé Inférieur des environs de Lisbonne (Portugal). *Mem. Serv. Geol. Port.* 19, 212 (N.S.).
- Reis, R.P., Cunha, P.P., Dinis, J.L., Trincão, P.R., 2000. Geologic evolution of the Lusitanian Basin (Portugal) during the Late Jurassic. In: Hall, R.L., Smith, P.L. (Eds.), *Proceedings 5th International Symposium on the Jurassic system*. Transtec, Zurich, pp. 345–356. *GeoResearch Forum* 6.
- Rey, J., 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Mem. Serv. Geol. Port.* 21, 477 (N.S.).
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Groupe de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Com. Inst. Geol. Min.* 79, 75–85.
- Rey, J., De Graciansky, P.-C., Jacquin, Th., 2003. Les séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Com. Inst. Geol. Min.*, 90, 15–42.
- Rey, J., Dinis, J.L., Callapez, P., Proença Cunha, P., 2006. Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Crétácico de Portugal. *Cadernos de Geologia de Portugal*, Ed. INETI, 75 pp.
- Reymanówna, M., 1968. On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grojec, Poland. *Bot. J. Linn. Soc.* 61, 147–152.
- Rydin, C., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2004. On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 16571–16576.
- Rydin, C., Pedersen, K.R., Crane, P., Friis, E.M., 2006. Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Ann. Bot.* 98, 123–140.
- Scheuring, B.W., 1978. Mikrofloren aus den Meridekalken des Mte. San Giorgio (Kanton Tessin). *Schweiz. Paläontol. Abh.* 100, 1–205.
- Schultz, E., 1967. Sporenpaläontologische Untersuchungen rätoliassischer Schichten im Zentralteil des Germanischen Beckens. *Paläontol. Abh. B II*, 541–633.
- Srivastava, S.K., 1977. Microspores from the fredericksburg Group (Albian) of the southern United States. *Paléobiol. Cont.* 6, 1–119.
- Tekleva, M.V., Krassilov, V.A., Kvacek, J., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. *Acta Palaeobot.* 46 (2), 137–155.
- Trevisan, L., 1980. Ultrastructural notes and considerations on *Ephedrites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy). *Pollen Spores* 22, 85–132.
- Trincão, P.R., 1990. Esporos e pólenes do Cretácico (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: paleontologia e biostratigrafia. Ph.D. Thesis, Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
- Wilson, R., Hiscott, R., Willis, M., Gradstein, F., 1989. The Lusitanian Basin of west central Portugal; Mesozoic and Tertiary tectonic, stratigraphic and subsidence history. In: Tankard, A., Balkwill, H. (Eds.), *Extensional Tectonics and Stratigraphy of the North Atlantic Margins*. *Mem. AAPG*, vol. 46, pp. 341–361.
- Yang, Y., Geng, B., Dilcher, D.L., Chen, Z., Lott, T.A., 2005. Morphology and affinities of an Early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *Am. J. Bot.* 91, 231–241.
- Zbyszewski, G., França, J.C., Ferreira, O., 1961. Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B, Alcobaça. *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.



ARTIGO II

This article was downloaded by: [B-on Consortium - 2007]

On: 13 November 2008

Access details: Access Details: [subscription number 778384761]

Publisher Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Grana

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.informaworld.com/smpp/title-content=t713648917>

Raunsgaardispermum lusitanicum gen. et sp. nov., a new seed with in situ pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales link

Mário Miguel Mendes ^a; João Pais ^a; Else Marie Friis ^b

^a Geological Studies Centre, Earth Sciences, Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Caparica, Portugal ^b Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

Online Publication Date: 01 September 2008

To cite this Article Mendes, Mário Miguel, Pais, João and Friis, Else Marie(2008)'Raunsgaardispermum lusitanicum gen. et sp. nov., a new seed with in situ pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales link', Grana, 47:3, 211 — 219

To link to this Article: DOI: 10.1080/00173130802228110

URL: <http://dx.doi.org/10.1080/00173130802228110>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Full terms and conditions of use: <http://www.informaworld.com/terms-and-conditions-of-access.pdf>

This article may be used for research, teaching and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, re-distribution, re-selling, loan or sub-licensing, systematic supply or distribution in any form to anyone is expressly forbidden.

The publisher does not give any warranty express or implied or make any representation that the contents will be complete or accurate or up to date. The accuracy of any instructions, formulae and drug doses should be independently verified with primary sources. The publisher shall not be liable for any loss, actions, claims, proceedings, demand or costs or damages whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with or arising out of the use of this material.

***Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales link**

MÁRIO MIGUEL MENDES¹, JOÃO PAIS¹ & ELSE MARIE FRIIS²

¹*Geological Studies Centre, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Caparica, Portugal, and* ²*Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden*

Abstract

A new genus and species, *Raunsgaardispermum lusitanicum*, is described from the Bombarral formation, Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. The new taxon is based on small well-preserved, lignitised seeds, about 1.2 – 2.1 mm long and 0.9 – 1.26 mm wide, ovoid to broadly elliptic in outline with a distinct pointed micropylar region. The seed wall is composed by a thin membranous integument extended apically into a long tubular micropyle. The integument is enclosed almost completely by an outer envelope except for a small circular opening for micropylar region. The outer envelope is bivalved and sclerenchymatous, ornamented by narrow longitudinal ridges. Papillae are present apically on the inner surface of the seed envelope adjacent to the micropylar tube. Monocolpate, tectate-psilate-punctate pollen grains, about 26 – 29 µm long and 14 – 16 µm wide, were observed *in situ* in the micropyle of one seed and on the outer surface of several others. The seeds show an interesting character combination of distinct ephedroid seed characters coupled with pollen characters of Bennettitales and Erdtmanithecates and add further evidence to the link between Bennettitales, Erdtmanithecates and Gnetales.

Keywords: *BEG-clade, Berriasian, Bombarral formation, extinct gymnosperms, fossil seeds, mesofossils, pollen, Portugal*

The Lower Cretaceous strata of Portugal comprise rich and diverse floral assemblages that document some of the vegetational changes that took place during the critical period in Earth history when angiosperms had their first major radiation. The most informative floras currently encountered are from the Western Portuguese Lusitanian Basin. Megafossil floras from this area have been known for a long time and were studied mainly during the later part of the nineteenth and early part of the twentieth century (Heer, 1881; Saporta, 1894; Romariz, 1946; Teixeira, 1948, 1950, 1952). Over the past three decades, renewed palaeobotanical studies in the Lusitanian Basin have focused on palynological assemblages (Hasenboehler, 1981; Pais & Reyre, 1981; Chapman, 1982; Pais & Trincão, 1983; Leereveld et al., 1989; Trincão,

1990), and most recently studies of mesofossil floras with well-preserved reproductive structures have provided much new information on the systematic composition and diversity of Early Cretaceous floras (e.g., Friis et al., 1994, 1999, 2006). The mesofossil floras studied so far range from the late Barremian-early Aptian to the late Aptian-early Albian. Most assemblages are dominated by angiosperms, and studies have mainly focused on the angiospermous component of these mesofossil assemblages (Friis et al., 1994, 1997, 1999, 2000, 2001, 2004, 2006; Pedersen et al., 2007). However, reproductive organs of extinct gymnospermous plants have also been identified in the Portuguese Cretaceous floras, and it is clear that some of these gymnosperms also played an important role in the vegetation, particularly during the Early Cretaceous (Friis & Pedersen,

Correspondence: Mário Miguel Mendes, Geological Studies Centre, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal. E-mail: mmmmendes@mail.telepac.pt

(Received 7 April 2008; accepted 19 May 2008)

ISSN 0017-3134 print/ISSN 1651-2049 online © 2008 Collegium Palynologicum Scandinavicum
DOI: 10.1080/00173130802228110

1996; Rydin et al., 2004, 2006; Friis et al., 2007; Friis et al., submitted; Mendes et al., 2008).

Gymnosperms in the Portuguese Early Cretaceous floras are dominated by various kinds of conifers, but recently a diversity of seeds and one kind of microsporangiate structure related to the Bennettitales, Erdtmanithecaceae and Gnetales (the BEG clade of Friis et al., 2007; Friis et al., submitted) have been discovered in the Early Cretaceous mesofossil floras. It is now clear that this complex of plants constituted an important part of the vegetation and was much more diverse than previously thought. In Portugal the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales-type seeds include several different kinds of ephedroid seeds (Rydin et al., 2004, 2006), different kinds of small square and lobed seeds (Friis et al., 2007; Friis et al., submitted), and two different fossils assignable to the Erdtmanithecaceae: the microsporangiate structure, *Eucommiithecaceae hirsuta* (Friis & Pedersen 1996; Early Cretaceous of Beira Litoral, Portugal) and the seeds of *Erdtmanispermum juncalense* (Mendes, Friis & Pais 2008; Early Cretaceous of Estremadura, Portugal). In this study we describe a further member of this plant complex. The new finding adds to the diversity of the group, but it is also important in combining certain seed characters (two-valved outer envelope with inner papillate lining in the micropylar area) that are known only from seeds of *Ephedra* L. (Gnetales) with pollen characters (monocolpate, non-striate, psilate-punctate) currently restricted to Bennettitales. The fossil seeds are also closely comparable to members of Erdtmanithecaceae and pollen of the Erdtmanithecaceae is also closely similar (except for the additional lateral furrows) with psilate-punctate tectum. The new fossil seeds thus provide further support for a link between the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales lineage.

The fossils described here are also important in providing new information on reproductive structures preserved as mesofossils from the earliest Cretaceous. The fossils are from the Bombarral formation (probably Berriasian). The only other mesofossil flora of comparable age known so far is the fossil flora of the C. Nielsen A/S locality, Island of Bornholm, Denmark (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1990).

Material and methods

The material described in this paper was extracted from sediment samples collected in the Vale Painho open-cast clay pit complex, near the Juncal locality, in the Estremadura region (Lusitanian Basin) of Western Portugal (39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W). The fossils were collected from dark-grey mudstone deposits included in the upper levels of the Bombarral formation, previously assigned to the

"Grés superiores com vegetais e dinossauros" unit; (Carta Geológica de Portugal, Folha 26-B Alcobaça, Zbyszewski et al., 1961). Basin-wide sedimentary sequences and lithostratigraphic correlations suggest a Berriasian age for the upper levels of the Bombarral formation (Leinfelder & Wilson, 1998; Reis et al., 2000; Rey et al., 2006). The formation is not formally described, but it is laterally equivalent to the Lourinhã and Farta Pão formations dated as Berriasian based on foraminifera, ostracods and charophytes (Ramalho, 1971; Rey, 1972), and the Porto da Calada and Serreira formations, also dated as Berriasian based on dinocysts (Berthou & Leereveld, 1990). Further information on the geology of the Bombarral formation and a map of the site are provided by Mendes et al. (2008).

The fossil specimens are well-preserved and lignified with the original three-dimensional form slightly compressed. The fossils were isolated from five sediment samples (57, 58, 59, 60 and 61) collected by M. M. Mendes and J. L. Dinis in 2005. This flora is poor in species diversity and dominated by non-angiospermous plants such as conifers and specimens related to the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales lineages. A preliminary study of the palynological assemblages from samples collected in the same horizon of the Vale Painho clay pit complex revealed the presence of numerous pteridophyte spores and a very few dispersed gymnospermous pollen grains (Mendes, work in progress).

Bulk samples of ca. 64 kg were dried in the laboratory, disaggregated in water and sieved using a shower through a 125 µm mesh net. The fossil material extracted from the sediments was cleaned in hydrofluoric (40% HF) and hydrochloric (10% HCl) acids, rinsed in water and air-dried using standard methods previously described by Friis et al. (1988). All the specimens were observed under a Wild M8 Heerbrugg stereomicroscope. Individual specimens selected for scanning electron microscopy (SEM) were mounted on polished aluminium scanning electron microscope stubs and coated with gold for 60 seconds in a sputter coater and examined in a Hitachi Field S-4300 emission scanning electron microscope at 2 kV in the Swedish Museum of Natural History.

All the specimens described in this paper are deposited in the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Portugal (P).

Results

Systematic description

Spermatophyta (Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales lineages)

Raunsgaardispermum Mendes, Pais & Friis gen. nov.

Derivation of the genus name. – In honour of Kaj Raunsgaard Pedersen for his contribution to the study of Cretaceous floras in Portugal.

Generic diagnosis. – Small and bisymmetrical seeds, ovoid to broadly fusiform in lateral view and circular to broadly elliptical in apical view. Thin integument, apically extended into a narrow micropylar tube. Integument completely enclosed in a bipartite outer envelope, except for the micropylar opening. Outer envelope sclerenchymatous with distinct vascular bundles extending from base to apex. Apical papillae line the inner surface of seed envelope. *In situ* pollen grains monocolpate, tectate and psilate to punctate.

Type species. – *Raunsgaardispermum lusitanicum* Mendes, Pais & Friis gen. et sp. nov.

Remarks on the genus. – The genus *Raunsgaardispermum*

is established to accommodate small dispersed fossil seeds comparable in their structure and organisation to seeds of Bennettitales, Erdtmanithecaceae and Gnetales (BEG clade of Friis et al., 2007). Among the members of the BEG lineages only *Ephedra* has seeds with a papillate inner lining of the outer envelope (Rydin et al., 2004, 2006), but pollen of *Ephedra* is polyplicate. Non-striate monocolpate and psilate-punctate pollen does not occur in any other extant or extinct Gnetales, but is known in Bennettitales (Osborne & Taylor, 1995), and very similar pollen with a distinctly psilate-punctate surface is also known for the Erdtmanithecaceae, although in Erdtmanithecaceae pollen has additional lateral furrows (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1996).

Raunsgaardispermum lusitanicum Mendes, Pais & Friis gen. et sp. nov. (Figures 1–3)

Derivation of the specific name. – The specific epithet *lusitanicum* is derived from Lusitânia, name of the imperial Roman province (covering the central part of Portugal) where the fossils were collected.

Specific diagnosis. – Same as for the genus with the following additions: Vascular bundles of outer envelope form narrow ridges on the seed surface. On each valve one central bundle and two lateral bundles are present near the base; lateral bundles dichotomise two, rarely three times, resulting in about seven bundles on each valve near the apex. Sclerenchyma cells of outer envelope narrowly rectangular and longitudinally aligned. Outer epidermis thin, consisting of small equiaxial cells.

Pollen wall psilate on distal surface, punctate around equator and on proximal surface, puncta densely spaced at equator, proximally scattered.

Dimensions. – Seeds about 1.2 – 2.1 mm long and 0.9 – 1.26 mm wide. Pollen grains about 26 – 29 µm long and 14 – 16 µm wide.

Holotype. – P0001 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 57) (Figures 1A; 2C, D; 3B).

Paratypes. – P0002, P0005, P0006, P0007, P0010, P0011, P0012, P0013, P0014, P0015, P0016, P0017, P0018, P0075 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 57), P0003, P0004, P0019, P0020, P0021, P0022, P0076 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 58), P0024, P0025, P0026, P0027, P0077 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 59), P0008, P0009, P0078 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 60), P0079 (Juncal – Vale Painho clay pit, sample 61).

Type locality. – Juncal – Vale Painho opencast clay pit complex, Estremadura region, western Portugal (39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W).

Stratigraphic position. – Uppermost part of Bombarral formation.

Age. – Early Cretaceous (probably Berriasian).

Description and remarks on Raunsgaardispermum lusitanicum. – The material studied here includes 52 dispersed lignitised seeds. The seeds are usually slightly compressed and distorted to various degrees, small, about 1.2 – 2.1 mm long and 0.9 – 1.26 mm wide, ovoid to broadly fusiform in shape with a short pointed micropylar area (Figure 1A–I). The seeds consist of an inner integument enclosed by an outer envelope.

The integument is thin-walled and extended into a long, narrow micropylar canal that is circular and about 0.080 mm in diameter (Figure 2B). Typically only the micropylar tube is visible while the remaining part of the integument is enclosed by the envelope. The outer seed envelope is bivalved. The valves split at the apex and along the distinctive longitudinal sutures that extend from the base to the apex, forming two ridges and emphasising the bisymmetrical form observed in apical view for some specimens (Figure 1H, I). Longitudinal bundles extend from the base to the apex on both seed-valves forming narrow and only slightly raised ribs on the seed surface. At the base there are three bundles, one central, unbranched bundle, and two lateral bundles that dichotomise two or rarely three times, resulting in seven (or rarely eight or nine)

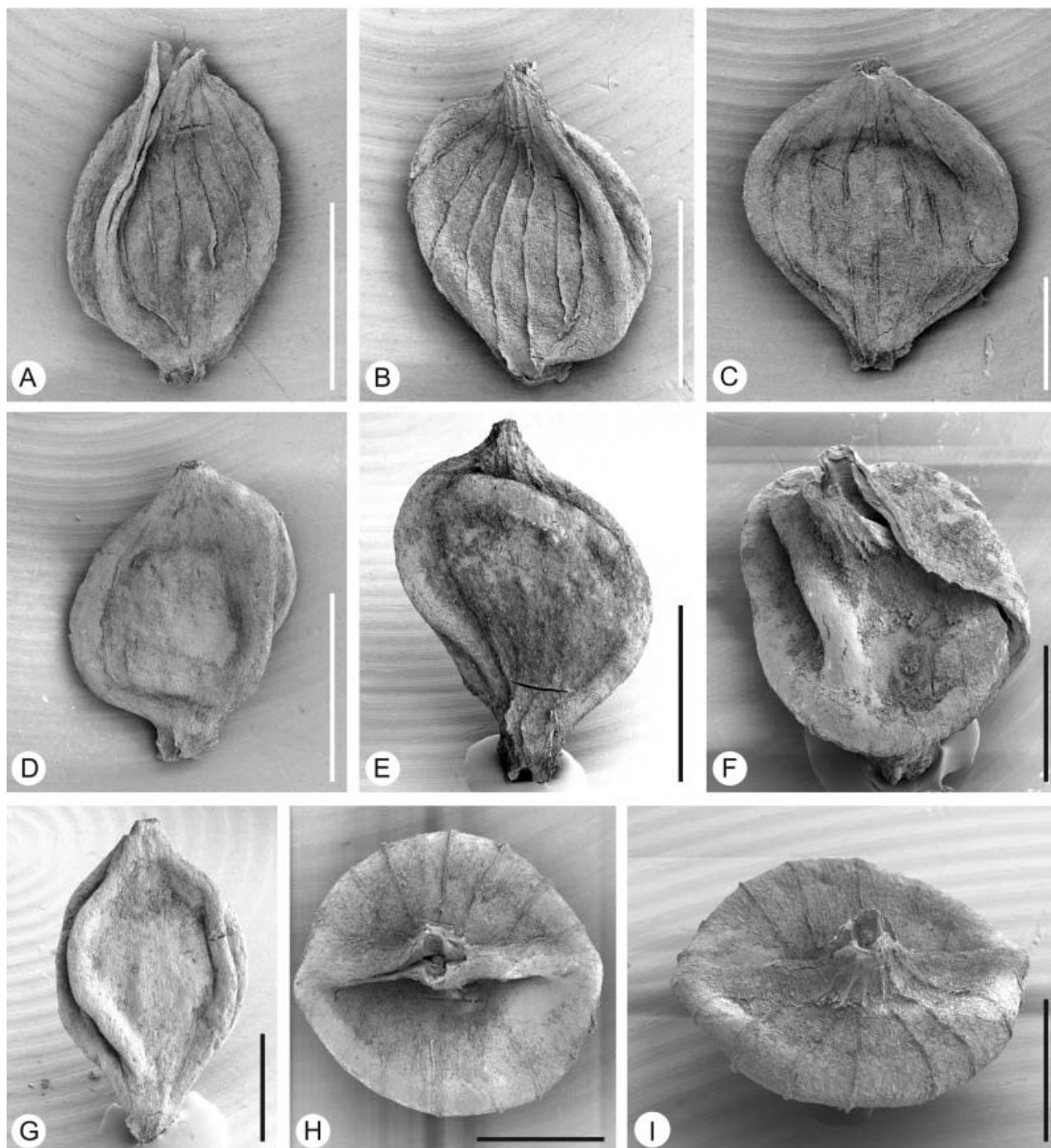


Figure 1. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. SEM-micrographs of seeds. **A.** Holotype showing the ovoid shape with ribs on the outer seed envelope surface (P0001). **B–G.** Paratype specimens showing the ovoid to almost ellipsoid shape with a short pointed micropylar region: (B) P0003, (C) P0011, (D) P0009, (E) P0024, (F) P0026, (G) P0017. **H, I.** Paratype in apical view showing the bisymmetrical nature of the seed envelope (P0020). Scale bars – 1 mm (A, B, D, E); 500 µm (C, F–I).

bundles at the distal part of each valve (Figure 1A–C, H, I). The attachment scar is indistinct, but the seeds appear to be slightly stalked (Figure 1A–G).

The seed envelope is composed of a thick sclerenchymatous layer and an outer epidermis. The sclerenchymatous cells are generally well preserved, narrowly rectangular and longitudinally

aligned (Figure 2A). The nucellus has not been observed in these seeds. In some intact specimens, the seed envelope is split apically from the apex and papillae can be observed in a small area apically on the inner surface. The papillae support the micropylar tube and the uppermost papillae are more developed (Figure 2B–D).

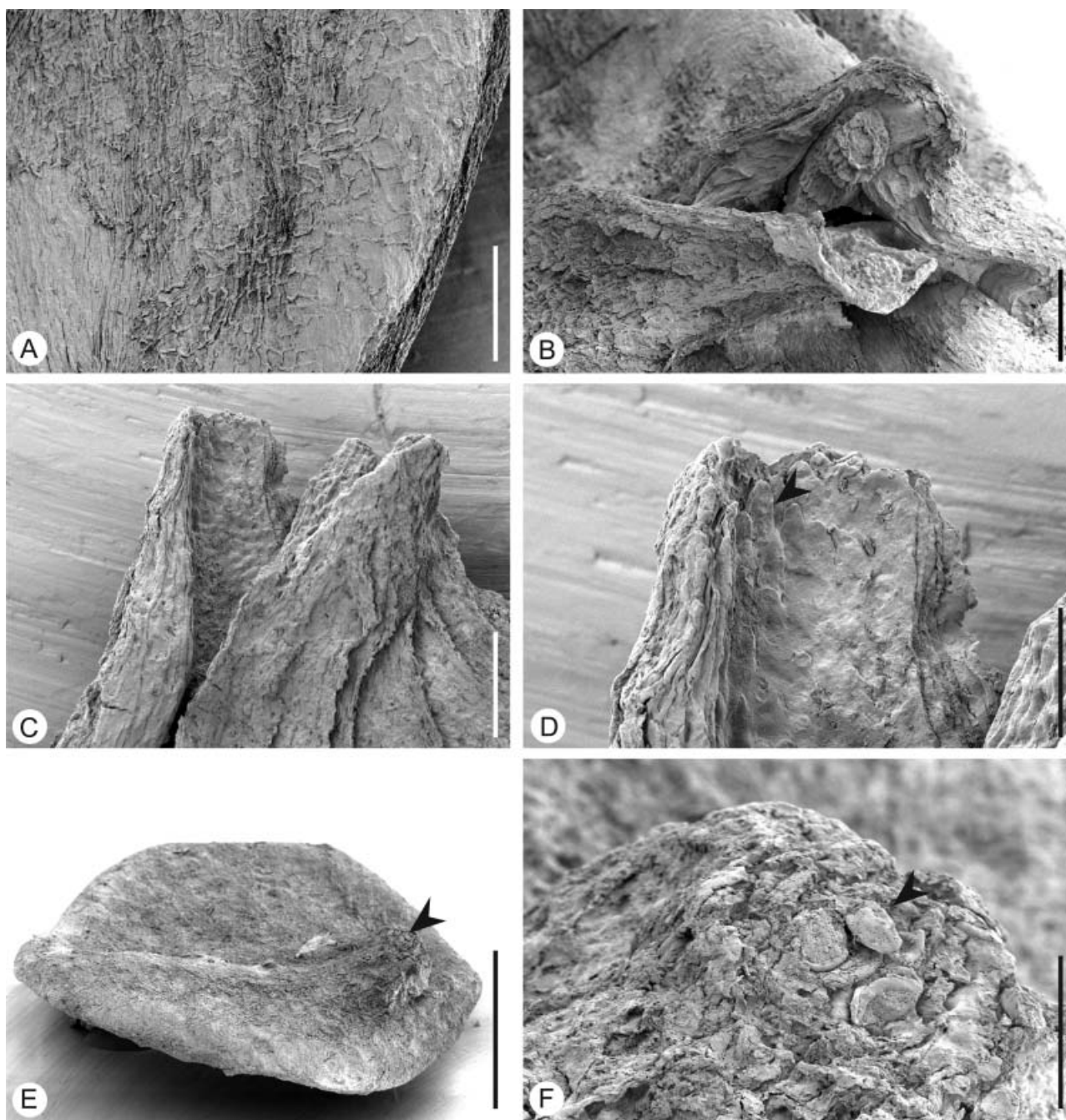


Figure 2. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. SEM-micrographs of seeds. **A.** Detail of paratype showing the well-preserved sclerenchyma cells of the outer seed envelope (P0007). **B.** Apical part of the seed showing the micropylar tube encircled by the bisymmetrical envelope (P0026). **C., D.** Apical part of the holotype specimen showing papillae on the inner surface of the seed envelope (P0001). **E., F.** Paratype with *in situ* pollen grains in the micropyle (P0027). Scale bars – 100 μ m (A, B); 150 μ m (C); 50 μ m (D, F); 500 μ m (E).

Pollen grains were found in the micropyle of the specimen P0027 (Figures 2E, F; 3A). The same kind of pollen was also found on the surface of several seeds (illustrated here by specimens P0001, P0003 and P0004; Figure 3B–E). Pollen of *Raunsgaardispermum lusitanicum* is monocolpate and tectate-punctate, usually invaginated in the

aperture region distorting the original shape. Invaginated grains are typically elliptic in outline with pointed or truncate ends, about 26 – 29 μ m long parallel to the colpus and about 14 – 16 μ m wide perpendicular to the colpus (Figure 3B, D, E). The colpus extends for almost the full length of the grains. Because of the invagination, details of the

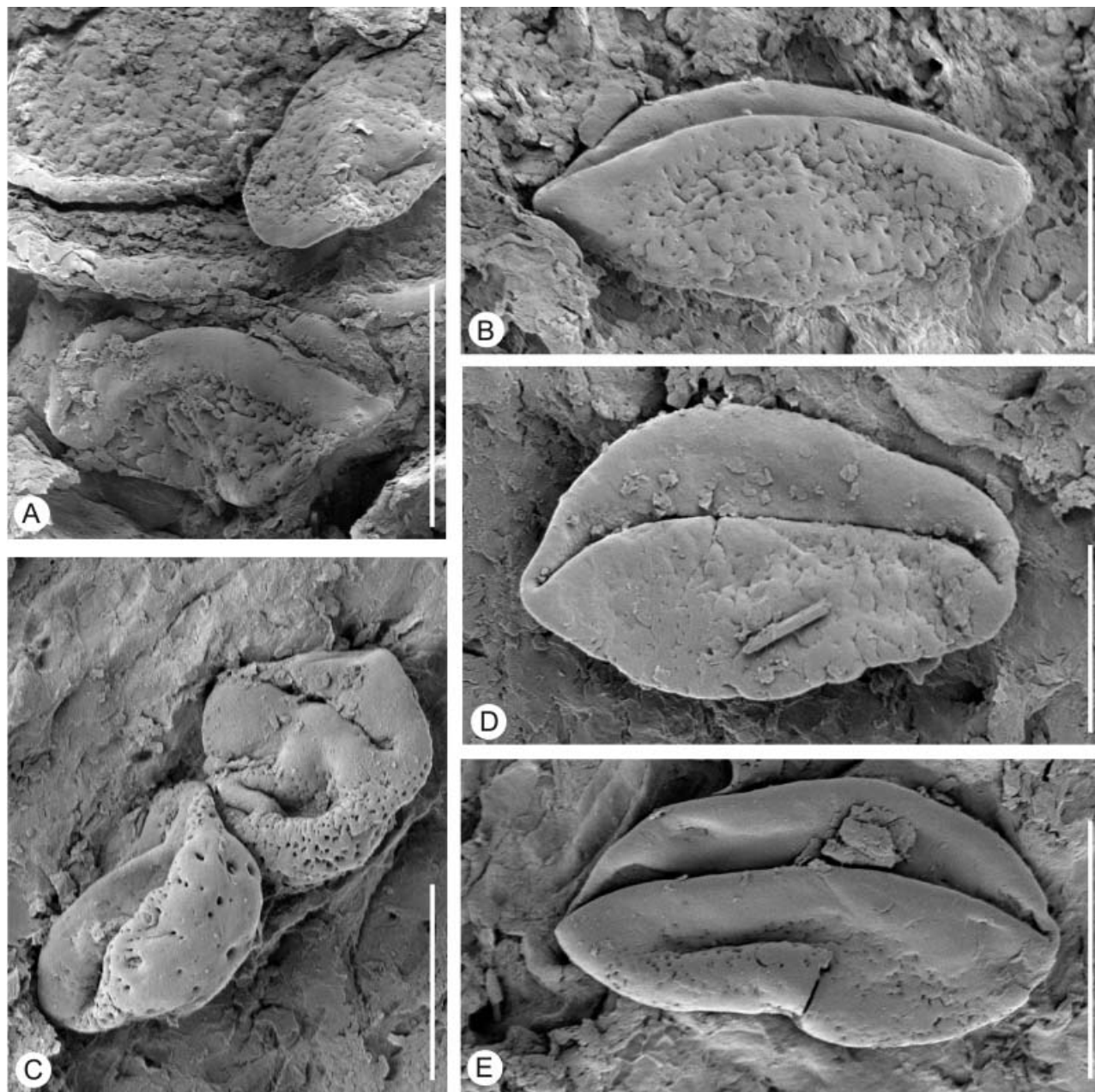


Figure 3. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. SEM-micrographs showing external morphology of pollen grains. **A.** Detail of the *in situ* pollen grains from the specimen in Figure 2E, F (P0027). **B., C.** Pollen grains from paratype specimens showing the tectate-psilate-punctate ornamentation (B, P0001; C, P0003). **D., E.** Distal view of pollen grains from paratypes showing broad, elongate sulcus: (D) P0003, (E) P0004. Scale bars – 20 μm (A); 10 μm (B–D); 15 μm (E).

colpus membrane are unknown. The pollen wall surface grades from psilate on the distal surface adjacent to the colpus, to finely punctate in the equatorial region, and coarsely punctate on the proximal surface. The perforations (puncta) are densely spaced in the equatorial region and about 0.07 – 0.2 μm in diameter, while they are larger (about 0.3 – 0.7 μm) and more scattered proximally (Figure 3A–E).

Probably due to the strongly coalified nature of the fossils maceration of a seed with adhering

pollen grains failed to provide isolated pollen suitable for further investigation and details of the pollen wall ultrastructure are therefore currently unknown.

Pollen grains of this general morphology are common in dispersed Mesozoic palynofloras. They are mainly referred to species of *Monosulcites* Cookson (e.g. Pedersen & Lund, 1980; Trevisan, 1980) or *Cycadopites* Wodehouse (e.g. Fowell & Traverse, 1995).

Discussion

Seeds characterised by having a thin integument extended apically into a long tubular micropyle and an outer sclerenchymatous envelope that completely encloses the integument except for the minute micropylar opening, as seen in *Raunsgaardispermum lusitanicum*, are known only for extinct Bennettitales and Erdtmanithecates, extinct and extant Gnetales (Pedersen et al., 1989; Yang et al., 2005; Rydin et al., 2004, 2006; Friis et al., 2007; Mendes et al., 2008) as well as in a number of related Early Cretaceous seeds described from Portugal and Eastern North America (Friis et al., submitted). A phylogenetic analysis by Friis et al. (2007) that included some of these Early Cretaceous seeds and Erdtmanithecates in the data matrix of Hilton and Bateman (2006) indicated that the three lineages Bennettitales, Erdtmanithecates and Gnetales together with the Early Cretaceous seeds constitute a monophyletic clade referred to as the BEG-clade. This configuration is in contrast to most molecular based phylogenies that favour relationship of Gnetales with conifers and Bennettitales with angiosperms (see discussion in Doyle, 2006).

The organisation of the seeds of Bennettitales is controversial and two contrasting models are currently discussed: the nucellus of Bennettitales is enclosed by a single envelope, the integument (Rothwell & Stockey, 2002), or the nucellus is enclosed by two envelopes, the integument and an additional seed envelope (Friis et al., 2007; Friis et al., submitted). We follow the two-envelope interpretation here. Support for this model comes from comparison of Bennettitalean seeds preserved as compressions and mineralised seeds of *Cycadeoidea morierei* (Saporta & Marion) Seward with charcoallified mesofossil seeds discussed in detail by Friis et al. (submitted). In addition to seed characters, these plants also share the presence of pollen grains with a granular infratectal layer, and pollen of Bennettitales and Erdtmanithecates has a very similar tectate-psilate to tectate-punctate or tectate-foveolate pollen wall. Except for *Ephedra* (Gnetales) all members of this complex of plants are also linked by the presence of paracytic stomata.

Among members of the Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales lineages a papillate inner lining of the micropylar region of the outer seed envelope as present in *Raunsgaardispermum lusitanicum*, is only known for extant and extinct species of *Ephedra* (Thoday & Berridge, 1912; Rydin et al., 2004, 2006). Further, the presence of a two-valved outer envelope is currently reported only for extant Gnetales. In extant *Ephedra* seeds are typically two or three-valved, while all fossil ephedroid seeds, currently described, are four-valved. Seeds of

Erdtmanithecates are all three-valved (Pedersen et al., 1989; Mendes et al., 2008), while seeds of Bennettitales are four to six-angled (Friis et al., 2007), and several other Early Cretaceous fossil seeds assigned to the same complex of plants are four-valved or more rarely three-valved (Friis et al., 2007; Friis et al., submitted). The seeds of *Raunsgaardispermum lusitanicum* are thus most similar to those of extant *Ephedra* in the structure of the outer envelope including the papillate inner lining, but they differ from seeds of *Ephedra* in several important features and cannot be assigned to this genus or to the Gnetales, as currently circumscribed. Seeds of *Gnetum* L. and *Welwitschia* J. D. Hooker are further distinguished from *Raunsgaardispermum lusitanicum* by the structure of the outer tissues enclosing the integument. In *Gnetum* there are two envelopes and in *Welwitschia* the outer envelope forms a thin membranous wing. The dichotomously branched vascular bundles extending in the outer tissue of the seed envelope are unique to *Raunsgaardispermum lusitanicum*.

The monocolpate, tectate-punctate pollen grains are also distinctly different from the polyplicate/striate pollen of all *Ephedra* and *Welwitschia* and the inaperturate, spiny pollen of *Gnetum*, and in pollen features *Raunsgaardispermum lusitanicum* is much closer to members of the Bennettitales, and to some extent, also to pollen of Erdtmanithecates. Pollen grains of *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward, an Early Cretaceous member of Bennettitales from North America (Taylor, 1973; Osborn & Taylor, 1995), and *Leguminanthus siliculosus* (Leuthardt) Kräusel & Schaarschmidt, a Late Triassic member of Bennettitales from Switzerland and Austria (Ward et al., 1989), resemble the *Raunsgaardispermum lusitanicum* grains in size, equatorial outline and aperture configuration with the distal colpus extending for the entire length of grains.

Pollen of *Eucommiidites* Erdtman (1948; Early Jurassic of Scania, Sweden) observed *in situ* in the seeds of *Erdtmanispermum balticum* (Pedersen, Crane & Friis 1989; Early Cretaceous of Bornholm, Denmark) and other erdtmanithecatean reproductive organs (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1996) are also comparable to the pollen grains described here in their elliptic shape and their psilate-punctate to foveolate tectum, but the *Eucommiidites*-type pollen differs from the pollen of *Raunsgaardispermum lusitanicum* and Bennettitales in having additional lateral colpi or a ring-colpus and in being smaller (between 15 – 20 µm length). Pollen grains observed *in situ* in the micropyle of *Ephedra lusitanica* Rydin, Pedersen, Crane & Friis (2006; Early Cretaceous of Beira Litoral, Portugal), *Ephedra portugallica* Rydin, Pedersen, Crane & Friis (2006;

Early Cretaceous of Beira Litoral, Portugal) and *Ephedra drewriensis* Rydin, Pedersen, Crane & Friis (2006; Early Cretaceous of Virginia, USA) (Rydin et al., 2004; Rydin et al., 2006) are similar to the *Raunsgaardispermum lusitanicum* pollen in their elliptical outline and size (20 – 50 µm length) but they are clearly different in their polyplicate exine.

Conclusions

The *Raunsgaardispermum lusitanicum* seeds show a character combination of distinctly ephedroid seed characters coupled with pollen characters of Bennettitales and Erdtmanithecates that further strengthens the link between Bennettitales, Erdtmanithecates and Gnetales suggested by Friis et al. (2007). This new and important finding, adds to our knowledge of the geographical distribution of these extinct Mesozoic seed plants that were already widespread in different regions of the Northern Hemisphere and contributes to a more precise understanding of the evolutionary history of the BEG lineage, emphasising the great diversity and importance of these gymnospermous lineages in Early Cretaceous ecosystems.

Acknowledgements

The authors express their thanks to Professor Jorge Dinis from the University of Coimbra for valuable assistance on the field work and for information on the geology of the Bombarral formation, Dr. Eduarda Ferreira for technical assistance in the laboratory, Yvonne Arremo for technical assistance with the scanning electron microscopy and two anonymous reviewers for constructive comments on the manuscript. This work was supported by grants from the SYNTHESYS - Research Infrastructure Action under the FP6 Structuring the European Research Area Programme (SE-TAF 2866) and by a fellowship from the “Fundação para a Ciência e a Tecnologia” (SFRH/BD/24849/2005) to Mário Miguel Mendes.

References

Berthou, P. Y. & Leereveld, H. (1990). Stratigraphic implications of palynological studies on Berriasian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 66, 314–344.

Chapman, J. L. (1982). *Morphology, classification and interpretation of Aptian and Albian angiosperm pollen from Portugal*. Cambridge, UK: Earth Sci. Dept., School Biol. Sci., Univ. Cambridge, Ph. D. Diss.

Doyle, J. A. (2006). Seed ferns and the origin of angiosperms. *J. Torrey Bot. Soc.*, 133, 169–209.

Erdtman, G. (1948). Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic time? *Geol. Fören. Stockholm Förh.*, 70, 265–271.

Fowell, S. J. & Traverse, A. (1995). Palynology and age of the upper Blomidon Formation, Fundy basin, Nova Scotia. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 86, 211–233.

Friis, E. M. & Pedersen, K. R. (1990). Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 66, 47–63.

Friis, E. M. & Pedersen, K. R. (1996). *Eucommiithecra hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, 35, 104–112.

Friis, E. M., Crane, P. C. & Pedersen, K. R. (1988). Reproductive structures of Cretaceous Platanaceae. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.*, 31, 1–55.

Friis, E. M., Crane, P. R. & Pedersen, K. R. (1997). *Anacostia*, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with trichotomocolpate/monocolpate pollen. *Grana*, 36, 225–244.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (1994). Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Pl. Syst. Evol.*, 8, 31–49.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (1999). Early angiosperm diversification: The diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 86, 259–296.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2000). Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-aculmellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, 39, 226–239.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2001). Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature*, 410, 357–360.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2004). Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 101, 16565–16570.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2006). Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 232, 251–293.

Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., Bengtson, S., Donoghue, P. C. J., Grimm, G. W. & Stampanoni, M. (2007). Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature*, 450, 549–552.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (submitted). Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales-Erdtmanithecates-Gnetales group. *Am. J. Bot.* (Invited paper).

Hasenboehler, B. (1981). *Étude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomanién du “Bassin Occidental Portugais” au Sud de l'Accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal)*. Paris: P. & M. Curie Univ., D. Sc. Diss.

Heer, O. (1881). *Contributions à la flore fossile du Portugal*. Lisboa: Com. Trab. Geol. Portugal.

Hilton, J. & Bateman, R. M. (2006). Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *J. Torrey Bot. Soc.*, 133, 119–168.

Leereveld, H., de Haan, P. J. & Juhász, M. (1989). *Stratigraphic evaluation of spore/pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine-Mediterranean realm*. Utrecht: Lab. Palaeobot. Palynol. Utrecht Univ., Sp. Serv. Rep. 89/07.

Leinfelder, R. R. (1986). *Facies, stratigraphy and palaeogeographic analysis to Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal*. München: F. Pfeil, MGA Reihe A. Geol. Paläontol., 7.

Leinfelder, R. R. & Wilson, R. (1998). Third order sequence stacking patterns and variability in an Upper Jurassic rift-related siliciclastic-carbonate succession, central Lusitanian Basin, Portugal. In P.-C. de Graciansky, M. B. Farley, Th. Jacquin & P. R. Vail (Eds), *Mesozoic and Cenozoic sequence*

- stratigraphy of European Basins (pp. 507–525). Tulsa OK: SEPM, Sp. Publ. Ser 60.
- Mendes, M. M., Friis, E. M. & Pais, J. (2008). *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 149, 50–56.
- Osborn, J. M. & Taylor, T. N. (1995). Pollen morphology and ultrastructure of the Bennettitales: *In situ* pollen of *Cycadeoidea*. *Am. J. Bot.*, 82, 1074–1081.
- Pais, J. & Reyre, Y. (1981). Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Bol. Soc. Geol. Portugal*, 22, 35–40.
- Pais, J. & Trincão, P. (1983). Contribuições para o estudo estratigráfico e paleobotânico dos “grés grosseiros inferiores” (arenitos do Carrascal). I – A jazida de Almas do Juncal. *Ciências Terra*, 7, 141–160.
- Pedersen, K. R. & Lund, J. J. (1980). Palynology of the plant bearing Rhaetian to Hettangian Kap Stewart Formation, Scoresby Sund, East Greenland. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 31, 1–69.
- Pedersen, K. R., Crane, P. R. & Friis, E. M. (1989). Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. *Grana*, 28, 279–294.
- Pedersen, K. R., von Balthazar, M., Crane, P. R. & Friis, E. M. (2007). Early Cretaceous floral structures and *in situ* tricolpate-striate pollen: New early eudicots from Portugal. *Grana*, 46, 176–196.
- Ramalho, M. M. (1971). *Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique Supérieur et Crétacé Inférieur des environs de Lisbonne (Portugal)*. Lisbon: Serv. Geol. Portugal, Mem. (NS) 19.
- Reis, R. P., Cunha, P. P., Dinis, J. L. & Tricão, P. R. (2000). Geologic evolution of the Lusitanian Basin (Portugal) during the Late Jurassic. In R. L. Hall & P. L. Smith (Eds), *Advances in Jurassic Research, 5th Int. Symp. Vancouver 1998* (pp. 345–356). Zurich: TransTech Publ., Geo Res. Forum 6.
- Rey, J. (1972). *Recherches géologiques sur le Crétacé Inférieur de l'Estremadura (Portugal)*. Lisbon: Serv. Geol. Portugal. Mem. (NS) 21.
- Rey, J., Dinis, J. L., Callapez, P. & Proença Cunha, P. (2006). *Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Cretácico de Portugal*. Lisboa: Cad. Geol. Portugal.
- Romariz, C. (1946). Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Bol. Mus. Lab. Min. Geol. Fac. Ciên. Univ. Lisboa*, 1946, 135–149.
- Rothwell, G. W. & Stockey, R. A. (2002). Anatomically preserved *Cycadeoidea* (Cycadeoidaceae), with a reevaluation of systematic characters for the seed cones of Bennettitales. *Am. J. Bot.*, 89, 1447–1458.
- Rydin, C., Pedersen, K. R. & Friis, E. M. (2004). On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 16571–16576.
- Rydin, C., Pedersen, K. R., Crane, P. R. & Friis, E. M. (2006). Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): Evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Ann. Bot.*, 98, 123–140.
- Saporta, G. (1894). *Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique*. Lisboa: Dir. Trav. Geol. Portugal.
- Taylor, T. N. (1973). A consideration of the morphology, ultrastructure and multicellular microgametophyte of *Cycadeoidea dacotensis* pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 16, 157–164.
- Teixeira, C. (1948). *Flora Mesozóica Portuguesa, P. I.* Lisboa: Mem. Serv. Geol. Portugal.
- Teixeira, C. (1950). *Flora Mesozóica Portuguesa, P. II.* Lisboa: Mem. Serv. Geol. Portugal.
- Teixeira, C. (1952). Notes sur quelques gisements des végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. *Rev. Fac. Ciên. Lisboa*, 2, 133–154.
- Thoday, M. G. & Berridge, E. M. (1912). The anatomy and morphology of the inflorescences and flowers of *Ephedra*. *Ann. Bot.*, 26, 953–985.
- Trevisan, L. (1980). Ultrastructural notes and considerations on *Ephedrites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of Southern Tuscany (Italy). *Pollen Spores*, 22, 85–132.
- Trincão, P. (1990). *Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia*. Lisboa: UNL, Ph.D. Diss.
- Ward, J. V., Doyle, J. A. & Hottón, C. L. (1989). Probable granular magnoliid angiosperm pollen from the Early Cretaceous. *Pollen Spores*, 31, 113–132.
- Yang, Y., Geng, B., Dilcher, D. L., Chen, Z. & Lott, T. A. (2005). Morphology and affinities of an Early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *Am. J. Bot.*, 91, 231–241.
- Zbyszewski, G., França, J. C. & Ferreira, O. (1961). *Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B, Alcobaça*. Lisboa: Serv. Geol. Portugal.

A scanning electron micrograph (SEM) of a biological specimen, likely a microorganism or a small animal, showing a complex, segmented structure. The specimen is composed of several rounded, overlapping segments, some of which are covered in small, granular protrusions. The background is a textured, slightly uneven surface. A black rectangular box is superimposed over the center of the image, containing the text "ARTIGO III" in white, bold, sans-serif capital letters.

ARTIGO III

This article was downloaded by: [Mendes, Mário Miguel][B-on Consortium - 2007]

On: 17 March 2010

Access details: Access Details: [subscription number 919435512]

Publisher Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Grana

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.informaworld.com/smpp/title~content=t713648917>

***Erdtmanithea portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen**

Mário Miguel Mendes ^{ab}, João Pais ^a, Kaj Raunsgaard Pedersen ^c, Else Marie Friis ^d

^a CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Caparica, Portugal ^b Geosciences Department, University of Évora, Portugal ^c Department of Geology, University of Århus, Århus C, Denmark ^d Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

Online publication date: 17 March 2010

To cite this Article Mendes, Mário Miguel, Pais, João, Pedersen, Kaj Raunsgaard and Friis, Else Marie(2010) '*Erdtmanithea portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen', Grana, 49: 1, 26 – 36

To link to this Article: DOI: 10.1080/00173130903442826

URL: <http://dx.doi.org/10.1080/00173130903442826>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Full terms and conditions of use: <http://www.informaworld.com/terms-and-conditions-of-access.pdf>

This article may be used for research, teaching and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, re-distribution, re-selling, loan or sub-licensing, systematic supply or distribution in any form to anyone is expressly forbidden.

The publisher does not give any warranty express or implied or make any representation that the contents will be complete or accurate or up to date. The accuracy of any instructions, formulae and drug doses should be independently verified with primary sources. The publisher shall not be liable for any loss, actions, claims, proceedings, demand or costs or damages whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with or arising out of the use of this material.

***Erdtmanitheca portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian–Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen**

MÁRIO MIGUEL MENDES^{1,2}, JOÃO PAIS¹, KAJ RAUNSGAARD PEDERSEN³ & ELSE MARIE FRIIS⁴

¹CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Caparica, Portugal,

²Geosciences Department, University of Évora, Portugal, ³Department of Geology, University of Århus, Århus C, Denmark,

⁴Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

Abstract

A new lignitised, slightly compressed pollen organ, *Erdtmanitheca portucalensis*, with affinities to extinct Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (Aptian–Albian) of Vale de Água (Lusitanian Basin, western Portugal), is described. The pollen organ is composed of loosely arranged microsporophylls radiating from a central core. The estimated number of microsporophylls is about 100–150. The microsporophylls are sessile and ellipsoidal to barrel-shaped with a flattened or slightly apically depression containing about ten narrow sporangia. The sporangia enclose abundant well-preserved pollen grains of *Eucommiidites*-type. Pollen grains found *in situ* are elliptical in equatorial outline, about 16.0–27.2 µm long and 11.9–16.4 µm wide. The main (distal) colpus is long with expanded rounded ends. It is flanked by two subsidiary colpi in an almost equatorial position. The surface of the pollen wall is psilate and occasionally punctate. The ectexine is composed of a distinct tectum, granular infratectal layer and a thin foot layer. The endexine is thick and laminar. The new Early Cretaceous Portuguese pollen-organ is similar in several respects to that of *Erdtmanitheca texensis* described from the Late Cretaceous of Texas, USA. The new fossil species further documents the importance of the Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales group in the Early Cretaceous floras of Portugal extending the stratigraphic and geographical distribution of the genus with regard to systematic and phylogenetic significance of the *Eucommiidites*-producing plants that may have been co-occurring with the Early Cretaceous diversification of angiosperms. It is ascertained that perforate tectum occurs in pollen grains with a well-developed foot layer as well as in pollen grains in which a foot layer is poorly developed or lacking, and that pollen features do not support a separation of the Erdtmanithecales seeds and pollen organs.

Keywords: *Early Cretaceous, Erdtmanithecales, Eucommiidites, Figueira da Foz Formation, mesofossils, pollen, pollen organ, Portugal*

Lower Cretaceous strata from the Estremadura and Beira Litoral regions (Lusitanian Basin, western Portugal) have yielded rich fossil floras including exquisitely preserved angiosperm flowers. These floras are pivotal for understanding vegetational structure and changes in the region during the earliest phases of angiosperm diversification. Previous studies of plant fossils from this region focused on macrofossil floras mostly containing leaves (Heer, 1881; Saporta, 1894; Romariz, 1946; Teixeira, 1948,

1950, 1952) and microfossil floras containing dispersed palynomorphs (Hasenboehler, 1981; Pais & Reyre, 1981; Pais & Trincão, 1983; Leereveld et al., 1989; Trincão, 1990; Heimhofer et al., 2007). More recently, the discovery and study of well-preserved mesofossil floras with abundant angiosperm reproductive organs such as inflorescences, flowers, stamens, fruits and seeds, has greatly increased our knowledge on the reproductive biology and organisation of Cretaceous angiosperms (Friis et al., 1994, 1997,

Correspondence: Mário Miguel Mendes, CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal. E-mail: mmmendes@mail.telepac.pt

(Received 29 July 2009; accepted 19 October 2009)

ISSN 0017-3134 print/ISSN 1651-2049 online © 2010 Collegium Palynologicum Scandinavicum
DOI: 10.1080/00173130903442826

1999, 2000, 2001, 2004, 2006). The same mesofossil floras also include well-preserved and informative remains of other plant groups. Most notably, the recognition of a new complex of seeds with a unique seed structure otherwise only found in Bennettitales, Erdtmanithecaes and Gnetales (the BEG group of Friis et al., 2007) is of importance for understanding the total vegetation structure and is of potentially great importance for understanding phylogenetic relationships among seed plants. Some of the seeds are closely related to extant *Ephedra* L. of the Gnetales (Rydin et al., 2004, 2006) and one seed type, *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais can be placed in the extinct order Erdtmanithecales (Mendes et al., 2008a). The Erdtmanithecales are also represented in the Early Cretaceous floras of Portugal by the microsporangiote organ *Eucommiitheca hirsuta* Friis & Pedersen (Friis & Pedersen, 1996). Other seeds are of uncertain position in the BEG group and have been assigned to extinct genera such as *Buarcospermum* Friis, Pedersen & Crane, *Lignierispermum* Friis, Pedersen & Crane and *Lobospermum* Friis, Pedersen & Crane (Friis et al., 2007, 2009). A further seed type, *Raunsgaardispermum* Mendes, Pais & Friis, combines distinct ephedroid seed characters with bennettitalean and erdtmanithecalean pollen features (Mendes et al., 2008b).

In this article, we describe a new Erdtmanithecales microsporangiote organ from Portugal that we assign to the genus *Erdtmanitheca* Pedersen, Crane & Friis first described from the Late Cretaceous (Early Cenomanian) of Texas, USA (Pedersen et al., 1989). This new finding further documents the importance of the BEG group in the Early Cretaceous floras of Portugal and adds to the diversity of the group.

Materials and methods

The fossil pollen organs described here were extracted from sediment samples collected from the Vale Farelo opencast clay pit complex, near the small village of Vale de Água (39° 37' 13.1" N; 08° 51' 57.2" W), in the Estremadura region, western Portugal (Figure 1).

The fossil specimens were isolated from dark-grey mudstone deposits previously assigned to the "Complexos Gresosos da Nazaré e Cós-Juncal" (Carta Geológica de Portugal, Folha 26-B Alcobaça, Zbyszewski et al., 1961) and subsequently included in the Figueira da Foz Formation (Dinis, 1999, 2001). According to Dinis (pers. comm., 2009) the fossil-bearing horizons belong to the Famalicão Member, which is the basal part of the Figueira da Foz Formation (Dinis, 1999, 2001; Rey et al., 2006).

A late Aptian age was suggested by Dinis et al. (2002) for the Figueira da Foz lower boundary, using

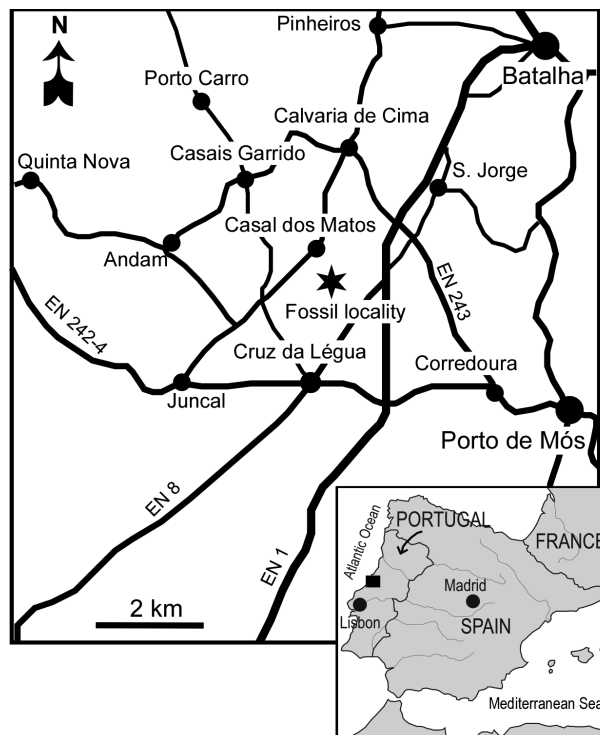


Figure 1. Map illustrating the studied area in western Portugal (square). The approximate location of the Vale Farelo clay pit complex where the specimens were collected is indicated by an asterisk.

mainly macrofossils, pollen and spores as well as sedimentological and lithofacial correlations (Teixeira, 1950; Dinis & Trincão, 1991; Friis et al., 1999; Heimhofer et al., 2005), and Rey et al. (2006) indicated a late Aptian to early Albian age for the Famalicão Member of the Figueira da Foz Formation.

In general, the fossils are lignitised with the original three-dimensional form slightly compressed. Bulk matrix samples were dried in the laboratory, disaggregated in water and sieved using a shower through a 125 µm screen. The fossils described in this paper were isolated from one sediment sample (sample VF-141) collected by M. M. Mendes and J. L. Dinis in 2008. The species diversity is low, but the sample yielded some seeds, twigs and leaves of conifers, as well as several angiosperm fossils such as possible nymphaealean seeds, seeds assignable to the extinct genus *Anacostia* Friis, Crane and Pedersen, as well as other seeds and a variety of endocarps. A preliminary palynological analysis of the same sample has documented a palynoflora mainly characterised by fern spores, gymnosperm pollen, including pollen grains of *Eucommiidites*-type, and a few angiosperm pollen grains.

The fossils were cleaned in hydrofluoric (40% HF) and hydrochloric (10% HCl) acids, thoroughly rinsed in water and air dried. The specimens were observed with a Nikon SMZ800 stereomicroscope. The specimens selected for scanning electron microscopy were mounted on polished aluminium stubs and coated with gold for 60 seconds in a sputter coater, and examined using a Hitachi Field S-4300 scanning electron microscope (FE-SEM) at 2 kV, at the Swedish Museum of Natural History, Stockholm. Pollen for TEM was removed from specimen P0185 after SEM, embedded in Epon (TAAB 812) after dehydration in a grade of acetone and acetone/Epon solutions. Sections were cut with a diamond knife on a RMC MT7 Ultramicrotome, triple stained with lead citrate and uranyl acetate (following Daddow, 1983), and examined using a Leo 912 AB Omega transmission electron microscope (with a high voltage of 80 kV) at the Swedish Museum of Natural History. Pollen grains for light microscopy (LM) were removed from specimen P0185 and glycerine was used for mounting permanent slides. LM studies were performed using an ECLIPSE E600 Nikon microscope and specimens were photographed using a Nikon DS-L2 digital camera.

Dimensions of the pollen organs were measured under the stereomicroscope and the dimensions of the pollen grains embedded in glycerine were measured using LM; dry pollen grains were measured from SEM-micrographs, and the layers of the pollen wall were measured on TEM-micrographs.

LM, SEM- and TEM-micrographs were improved using Photoshop software to enhance contrast and remove stain from the background.

The specimens formally described in this paper are deposited in the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Portugal.

Results

Systematic description

Spermatophyta

Erdtmanithecales Friis & Pedersen, 1996

Erdtmanithaceae Friis & Pedersen, 1996

Erdtmanitheca Pedersen, Crane & Friis, 1989

Erdtmanitheca portucalensis Mendes, Pais, Pedersen & Friis sp. nov. (Figures 2–5)

Specific diagnosis. – Pollen organ bearing loosely arranged microsporophylls radiating from a central core. Microsporophyll ellipsoidal to barrel-shaped with a flattened or slightly depressed peltate apical head; each microsporophyll with about ten narrow sporangia in a radial arrangement. Pollen of *Eucommiidites*-type



Figure 2. *Erdtmanitheca portucalensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. LM-micrographs of *Eucommiidites*-type pollen grains isolated from the paratype (P0185). Scale bar – 10 μ m.

with long main (distal) colpus flanked by two lateral colpi in almost equatorial position; tectum psilate, occasionally with small puncta proximally. Tectum thick, infratectal layer and foot layer thin. Pollen length (L) to width (W) ratio about 3:2.

Derivation of the specific name. – The specific epithet *portucalensis* is derived from Portugal, where the fossils were collected.

Dimensions. – Pollen organs about 1.9 mm long and 1.97–2.65 mm wide. Pollen grains about 20.5–21.8 μ m long and 14.5–16.1 μ m wide.

Holotype. – P0186 (Vale de Água – Vale Farelo clay pit, sample VF-141) (Figures 3A–D, 4E, J–L).

Paratype. – P0185 (Vale de Água – Vale Farelo clay pit, sample VF-141) (Figures 2, 3E–F, 4A–D, F–I).

Type locality. – Vale de Água – Vale Farelo open-cast clay pit complex, Estremadura region, western Portugal (39° 37' 13.1" N; 08° 51' 57.2" W).

Stratigraphic position. – Famalicão Member of the Figueira da Foz Formation.

Age. – Early Cretaceous (late Aptian–early Albian).

Description and remarks on the species. – The material studied here includes two dispersed lignitised and slightly compressed pollen organs. None of the specimens are complete and there are no remains of stalk or dehiscence scar. The shape of the fragments indicates that the pollen organ was originally spherical (best seen in specimen P0185), consisting of numerous microsporophylls borne in a radial arrangement around a central receptacle. The specimens are

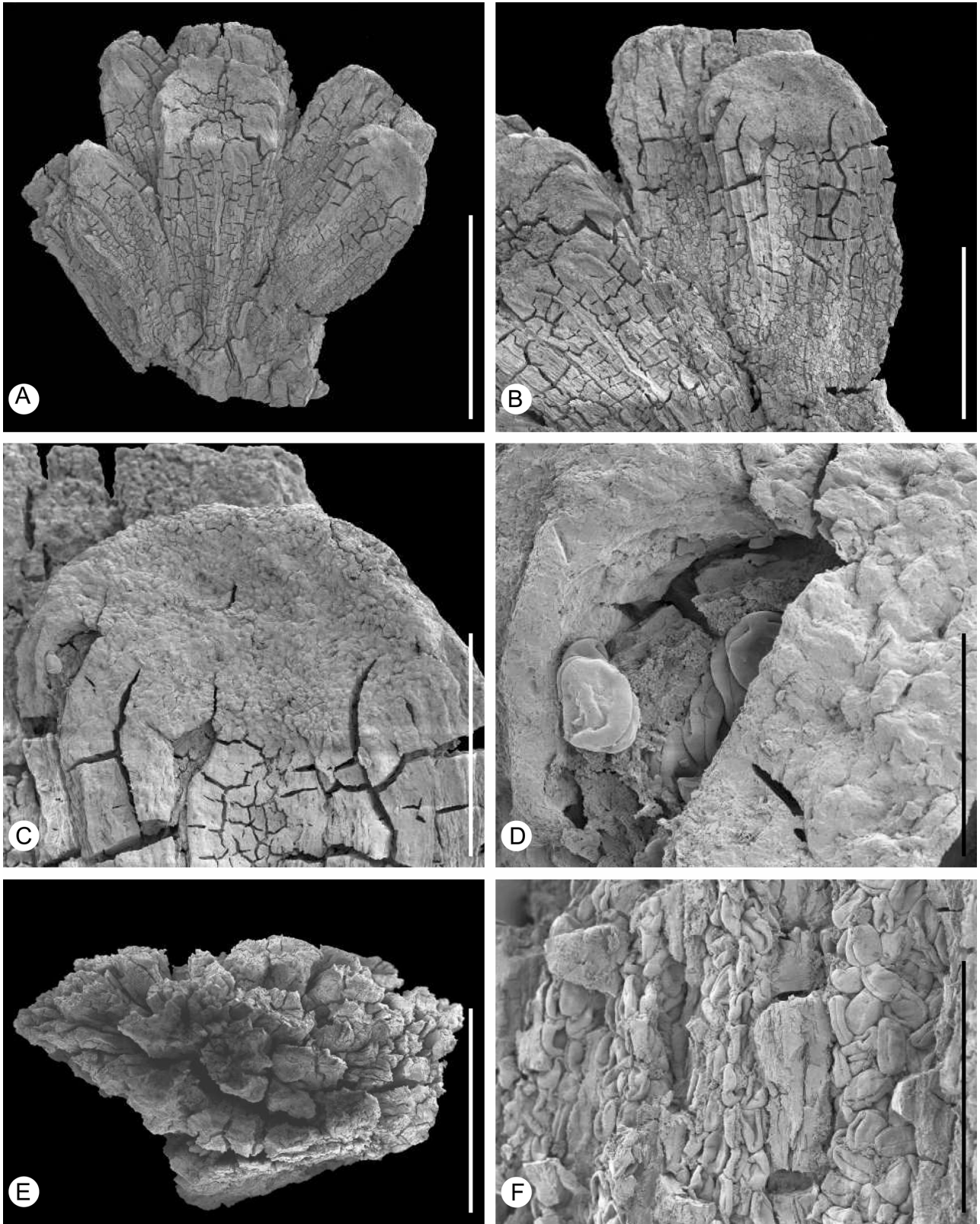
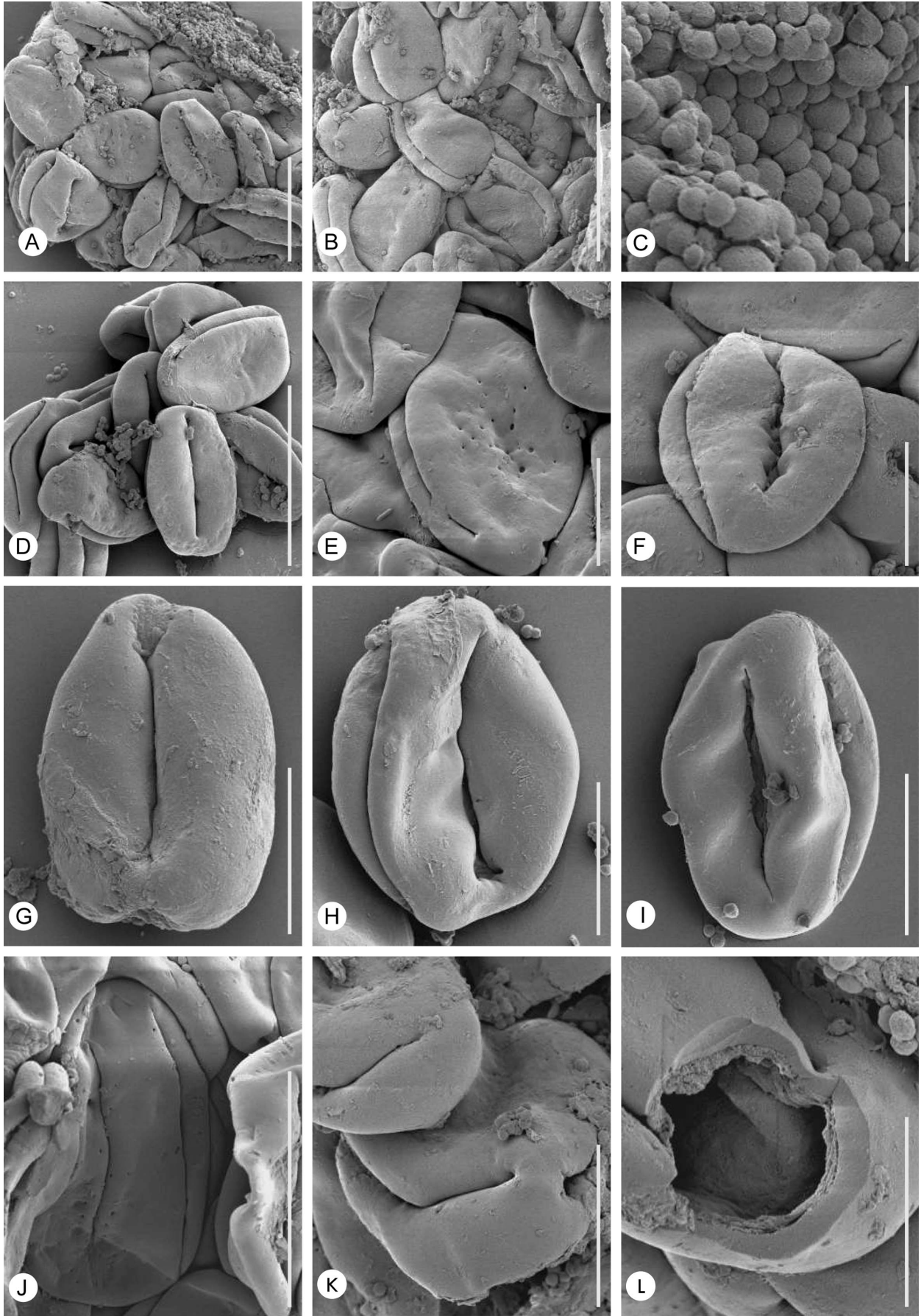


Figure 3. *Erdtmanitheca portucalensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. SEM-micrographs of pollen organs. **A.** Holotype showing sessile microsporophylls loosely arranged in a radial pattern from a central core (P0186). **B., C.** Detail of holotype showing the ellipsoidal to barrel-shaped microsporophyll (P0186). **D.** Detail of microsporophyll showing sporangia with pollen grains (P0186). **E.** Fragment from paratype showing microsporophyll arranged in radial pattern (P0185). **F.** Detail of paratype showing pollen grains in elongated pollen sacs (P0185). Scale bars – 1 mm (A, E); 500 µm (B); 250 µm (C); 50 µm (D); 100 µm (F).



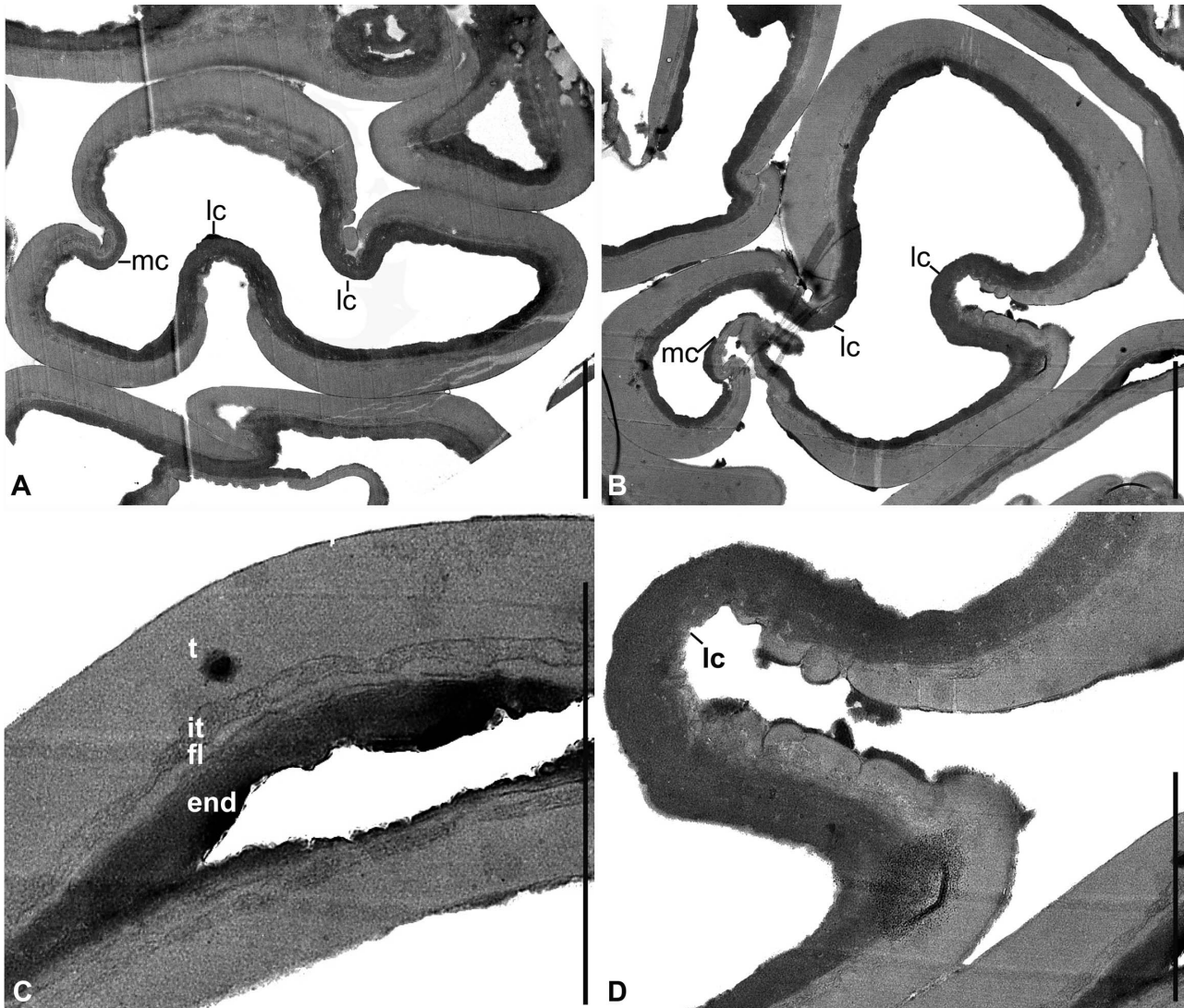


Figure 5. *Erdtmanithea portucalensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. *Eucommiidites*-type pollen grains isolated from the paratype (P0185). TEM-micrographs of pollen wall ultrastructure. **A, B.** Transverse sections of pollen grains perpendicular to the main colpus (mc) and lateral colpi (lc). **C.** Detail of grain in Figure 5B showing stratification of pollen wall with thick homogenous tectum (t), thin granular infratectal layer (it), foot layer (fl) and thick laminar endexine (end). **D.** Detail of Figure 5B showing apertural region of one lateral colpus enlarged with thinning of tectum towards the aperture and tectal verrucae on the margins to the aperture. Scale bars – 3 μ m (A, B); 2 μ m (C, D).

about 1.89 mm long and 1.97–2.65 mm wide (Figure 3A–F). The most complete specimen consists of about 20 microsporophylls and the other specimen consists of six microsporophylls. The

estimated diameter of the pollen organs is about 2.0 mm and the estimated number of microsporophylls in each pollen organ is about 100–150. The microsporophylls are sessile and loosely arranged in

←

Figure 4. *Erdtmanithea portucalensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Portugal. SEM-micrographs of *Eucommiidites*-type pollen grains isolated from holotype and paratype. **A, B & D.** Group of pollen grains isolated from the paratype showing well-defined distal colpus flanked by two subsidiary colpi in the equatorial plane (P0185). **C.** Orbicules (Ubisch bodies) spaced on the sporangium wall (P0185). **E.** Pollen grain isolated from the holotype showing wall with perforations on the proximal surface between the lateral colpi. **F–I.** Pollen grains isolated from paratype showing psilate wall surface and margins of apertures (P0185). **J.** Pollen grain isolated from the holotype showing perforations along the margins of the main colpus (P0186). **K.** Pollen grain, isolated from the holotype, in equatorial view showing colpi (P0186). **L.** Fragmented pollen grain isolated from the holotype showing wall stratification and details of aperture structure (P0186). Scale bars – 20 μ m (A, J); 25 μ m (B, D); 5 μ m (C, L, M); 10 μ m (E–I).

a radial pattern from the central receptacle, separate from each other for most of their length. The microsporophylls are ellipsoidal to barrel-shaped, about 1.1 mm long and 0.6 mm wide, with a rounded peltate apical head that is flattened or with a shallow central depression.

The microsporophylls are apparently synangiate with about ten radially arranged sporangia embedded in a common tissue, but the number of sporangia in each microsporophyll and the exact organisation of the sporangia on the microsporophyll is unclear. Dehiscence is by longitudinal slits that extend for almost the full length of the sporangia from the base to the margin of the apical head (Figure 3B–D).

In situ pollen is of the *Eucommiidites*-type, elliptical in equatorial outline, rounded at both ends, and about 16 (20.5) 27.2 μm long and 11.9 (13.9) 16.4 μm wide (15 specimens measured). Length to width ratio is about 3:2. The pollen wall is typically invaginated in the aperture regions (Figures 2, 4A, B, D–I) and details of the aperture region and membrane are only seen in a few specimens in SEM, but can also be observed in TEM. The invagination also indicates that the pollen grains were probably more spherical in hydrated, living state. The aperture arrangement is distinct. There is a well-defined distal colpus, with slightly expanded rounded ends (Figure 4A, B, D–I). The distal colpus is flanked by two lateral colpi placed more or less in the equatorial plane. They are slit-like with pointed ends and longer than the distal colpus and almost meet at either end (Figure 4A, B, D), although none of them merge to form a ring colpus. Margins of the apertures are irregular and the aperture membrane is verrucate-granular (Figures 4F, H, I, 5A, B, D).

The pollen wall is tectate and psilate. In some specimens, small holes (puncta), 0.1–0.4 μm in diameter, occur on the proximal surface between the lateral colpi (Figure 4A, E) or occasionally along the margins of the main colpus (Figure 4A, J). The puncta were not observed in the TEM-sections and were apparently not continuous through the tectum. Some pollen are slightly contracted over the proximal pole to form a faint regular pattern. We ascribe the differences in the appearance of the tectum surface to differences in preservation, where increased degradation of the pollen wall causes more prominent holes.

The pollen wall is about 1 μm thick in non-apertural regions and thinner over the apertures. Pollen wall stratification and details of aperture structure were observed by SEM in a fragmented pollen grain (Figure 4L) and by TEM in ultrathin sections (Figure 5). The ectexine (outer layer, lighter staining in ultrathin sections) is composed of a distinct tectum, a thin granular infratectal layer, and a thin foot layer. The tectum is homogenous, about 0.60 μm thick in

non-apertural regions, but gradually thinning in the apertural regions and lacking over the aperture (Figure 5A, B, D). It is granular to verrucate on the margins of the lateral colpi (Figure 5D) and apparently smooth on the margins of the main colpus (Figure 5A). The granular infratectal layer is about 0.1 μm thick. It is more distinct in SEM (Figure 4L) than in TEM (Figure 5C) and may be compressed during fossilisation. The foot layer is of approximately the same thickness as the infratectal layer, about 0.1 μm . It is also homogenous as the tectum, but with uneven outer and inner surface (Figure 5C).

The endexine (inner layer, darker staining in ultrathin sections) is about 0.25 μm thick, laminar, and of more or less even thickness in apertural and non-apertural regions (Figure 5).

Small orbicules (Ubisch bodies), about 0.5–1.5 μm in diameter, and with an almost smooth surface are densely spaced on the inner surface of the sporangia wall and scattered on the surface of the pollen grains (Figure 4C). They are solid in TEM.

Discussion

Eucommiidites and *Erdtmanithecales*

The organisation of the fossil pollen organs described here and their distinctive *Eucommiidites*-type pollen unequivocally place the fossils in the Erdtmanithecales, an extinct order established to accommodate fossil seeds and microsporangiate organs containing *Eucommiidites*-type pollen (Friis & Pedersen, 1996).

The pollen genus *Eucommiidites* Erdtman was established on the base of dispersed pollen from the Early Jurassic of Pålssjö, Sweden (Erdtman, 1948). The pollen is characterised by an unusual aperture configuration typically with a main colpus in a distal position flanked either by two subsidiary colpi or a single ring colpus in an almost equatorial position (Erdtman, 1948; Couper, 1956, 1958). Pollen grains of *Eucommiidites*-type are widespread in palynofloras in the Northern Hemisphere, from the Late Triassic to the Late Cretaceous (Erdtman, 1948; Kuyl et al., 1955; Couper, 1956, 1958; Groot & Penny, 1960; Hughes, 1961, 1994; Brenner, 1963, 1967; Reymanówna, 1968; Scheuring, 1970, 1978; Pedersen et al., 1989; Batten & Dutta, 1997).

Eucommiidites pollen found *in situ* in seeds and microsporangiate structures have a distinct tectate pollen wall with a homogenous, sometimes punctate-perforate tectum and a granular infratectal layer (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1996; Tekleva et al., 2006). The perforations are prominent in the pollen found in the micropyles of *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane and Friis and are also present

in the pollen of *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane and Friis, although the perforation is less pronounced. A punctate tectum was also documented for dispersed pollen grains assigned to *Eucommiidites troedssonii* Erdtman from the Early Jurassic of Grojec, Poland (Scheuring, 1978) and from the Hettangian–Sinemurian of Sose Bugt, Bornholm, Denmark (Batten & Dutta, 1997); perforation is particularly pronounced in the latter.

The infratectal layer is interspaced either between tectum and endexine (*Erdtmanitheca texensis*) or more common between tectum and foot layer (*Erdtmanispermum balticum*, *Eucommitheca hirsuta* and *Bayeritheca hughesii* Kvacek & Pacltová). The foot layer, when present, is thin (*Eucommitheca hirsuta*) or thicker (*Bayeritheca hughesii*, *Erdtmanispermum balticum*) (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1996; Tekleva et al., 2006). A granular infratectal layer was also reported for *Eucommiidites troedssonii* from Sose Bugt (Batten & Dutta, 1997), but it is unclear from the description and figures whether the foot layer is present or not. The ultrastructure of *Eucommiidites troedssonii* from Grojec is illustrated by line drawings only and is unclear for the infratectal layers.

A variety of other grains assigned to the *Eucommiidites* complex by Tekleva et al. (2006) based on comparable aperture arrangement have a distinctly different wall structure and cannot be included in Erdtmanithecales as currently circumscribed.

The pollen organs have peltate microsporophylls, each with several elongate sporangia. The microsporophylls are arranged on elongated axes or in spherical heads (Pedersen et al., 1989; Friis & Pedersen, 1996; Kvaček & Pacltová, 2001). Seeds assigned to the Erdtmanithecales are characterised by having a nucellus enclosed by two layers; a thin membranous integument that is extended into a long narrow micropyle and a hard three-valved outer seed envelope that completely encloses the integument except for the apical micropylar opening (Pedersen et al., 1989).

New studies of Erdtmanithecales and other Early Cretaceous seed plants concluded that Erdtmanithecales are most closely related to Bennettitales and Gnetales, and the term BEG (Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales) group was coined for this constellation of seed plants (Friis et al., 2007, 2009). Four new genera, *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* and *Rugonella* Friis, Pedersen and Crane, were assigned to this complex, but their more precise systematic affinity within the group was not resolved (Friis et al., 2009).

Rothwell et al. (2009) recently questioned the Erdtmanithecales concept. In their studies of the phylogenetic position of Erdtmanithecales seeds and pollen organs were analysed separately based on differences in

morphology and ultrastructure between pollen *in situ* in seed micropyles (tectum punctate, foot layer distinct) and pollen *in situ* in the pollen organs (tectum typically psilate, foot layer absent or indistinct). In this analysis the seeds were resolved as most closely related to the Gnetales and the pollen organs most closely related to the Bennettitales. The new fossil described here shows, however, a range in pollen wall structure that encompasses the structure observed for pollen *in situ* in the seeds and that for pollen *in situ* in the pollen organs. Several grains have a punctate tectum, although the holes are not continuous, and there is a distinct foot layer. Dispersed *Eucommiidites* pollen grains also show distinctly punctate tectum combined with the absence or poorly developed foot layer. This together with the otherwise very similar pollen wall structure of pollen in seeds and pollen in sporangia indicate that seeds and pollen organs were produced by the same kind of plants.

Comparison with other Eucommiidites producing pollen organs

Three genera and species of pollen organs with *Eucommiidites* pollen have been included in the Erdtmanithecales: *Erdtmanitheca texensis* (Late Cretaceous of Texas, USA), *Eucommitheca hirsuta* (Early Cretaceous of Beira Litoral, Portugal) and *Bayeritheca hughesii* (Late Cretaceous of Bohemia, Czech Republic). These pollen organs are united by having sporangia arranged in a radial pattern on a peltate microsporophyll and by their characteristic *Eucommiidites* pollen. Pollen grains resembling *Eucommiidites* were also found *in situ* in cones of *Hastysotrobus muirii* Van Konijnenburg-van Cittert from the Middle Jurassic of Hasty Bank, Yorkshire, England. Although the wall ultrastructures of these grains (Tekleva et al., 2006) show some similarities to other *Eucommiidites* grains, the infratectal layer described by Tekleva et al. (2006) as spongy appears alveolar rather than granular. The pollen cone is poorly preserved and there are no details of sporangia or their organisation on the axis (Van Konijnenburg-van Cittert, 1972) and further comparison with this fossil is currently not possible.

Eucommitheca hirsuta and *Bayeritheca hughesii* are distinguished from the new Portuguese fossil in having microsporangiate units arranged along an elongate axis. In *E. hirsuta*, the arrangement of microsporophylls is opposite and decussate; in *B. hughesii*, the arrangement is less clear. Pollen grains in *B. hughesii* are smaller than in the new Portuguese fossils and the foot layer slightly thicker. Pollen grains observed in *E. hirsuta* are also smaller (15.0–20.0 µm × 10.0–12.0 µm in contrast to 16.0–27.2 µm × 11.9–16.4 µm in the new fossil).

Erdtmanitheca texensis has microsporophylls arranged in spherical heads radiating from a central receptacle very similar to the arrangement in the new Portuguese fossils. Further similarities between our new fossils and *E. texensis* are the synangiate nature of the microsporophylls with about ten narrow, elongate sporangia extending from the margin of the peltate apex to the base of the microsporophyll, and dehiscence of the sporangia by longitudinal slits. A generic assignment of the Portuguese fossils to *Erdtmanitheca* is therefore well-supported. The new fossils differ, however, from *E. texensis* in several details and are therefore assigned to a new species, *E. portucalensis*. Most significantly, the Portuguese fossils have fewer microsporophylls (about 100–150 in contrast to about 300 in *E. texensis*) and the microsporophylls are more loosely arranged. Although none of the specimens is preserved completely, their organisation strongly suggests that they were spherical heads as in *E. texensis*. The mode of attachment on the plant is unknown for both the new fossil and for *E. texensis*.

The pollen grains of *Erdtmanitheca texensis* and *E. portucalensis* are very similar in general shape and size and in the distribution of apertures. The only difference is that the lateral furrows in *E. portucalensis* are slightly longer. Tectum perforations are more distinct in some grains of *E. portucalensis*, but not in all, and the variations observed in pollen wall surface between *E. portucalensis* and *E. texensis* are probably mostly due to variation in preservation. In pollen wall ultrastructure the two species are closely similar and both have distinct orbicules. There are, however, minor differences that also support assignment of the two fossils to different species. In *E. texensis* the pollen wall is markedly thinner on the proximal side, while in *E. portucalensis* does not show such thinning. Also in *E. texensis* the granular infratectal layer rests directly on the endexine, and foot layer is lacking, while in *E. portucalensis* the granular infratectal layer is interspaced between the tectum and foot layer with a distinct delimitation to both.

Erdtmanithecales in Portugal

Pollen grains of *Eucommiidites*-type have been reported from many Early Cretaceous palynofloras of western Portugal, such as Lagosteiros, Forte de Santa Susana, Forte da Crismina and S. Julião beach ranging in age from Berriasian to Albian (Trincão, 1990).

Recently, *Eucommiidites* pollen was also recovered in the Lower Cretaceous strata of the Nossa Senhora da Luz clay pit complex, the Juncal locality, and in the Vale Farelo clay pit complex, the Vale de Água locality, ranging in age from the Aptian to Albian

(Mendes, work in progress). None of the dispersed grains was studied in greater detail using SEM or TEM and they may not all belong to the *Erdtmanithecales*. The presence of *Erdtmanithecales* in Portugal is, however, well-established for the Early Cretaceous.

From the Lusitanian Basin in western Portugal two different kinds of pollen organs with *Eucommiidites* pollen *in situ* are currently known from the younger part of the Early Cretaceous, including *Eucommiidites hirsuta* (Friis & Pedersen, 1996) and *Erdtmanitheca portucalensis* (this work), and one kind of seeds, *Erdtmanispermum juncalense* (Mendes et al., 2008a), has been reported from the earliest Cretaceous. No pollen organs were found associated with *Erdtmanispermum juncalense* and no pollen was found inside the micropyles of the seeds. However, the assignment of *Erdtmanispermum juncalense* to *Erdtmanithecales* is ascertained by the close similarity to the coeval *Erdtmanispermum balticum* from the earliest Cretaceous of Bornholm (Denmark) that has *Eucommiidites* pollen *in situ* (Pedersen et al., 1989).

Seeds that could be associated with *Erdtmanitheca portucalensis* have not yet been found from the Vale Farelo clay pit complex – Vale de Água locality, and no other seeds of the BEG group were identified from this locality.

Seeds of *Raunsgardispermum* from the Early Cretaceous of Portugal combine ephedroid seed characters with bennettitalean and *erdtmanithecalean* pollen features (Mendes et al., 2008b) and are also assignable to the BEG group. The pollen grains are similar to those of *Erdtmanitheca portucalensis* in their psilate-perforate tectum, but they differ in being monocolpate and the perforation of the tectum is denser and occasionally coarser, although the size of the perforations varies from grain to grain and may also for this taxon be linked to preservation.

Conclusions

The new pollen organ *Erdtmanitheca portucalensis* and its *in situ* *Eucommiidites*-type pollen described here is clearly assignable to the extinct order *Erdtmanithecales*. The Portuguese Early Cretaceous pollen organ shares key characters with the Late Cretaceous *Erdtmanitheca texensis*. The new fossil findings provide more knowledge on the morphological variation in *Eucommiidites*-pollen-producing plants. This finding extends the geographical and stratigraphic range of *Erdtmanitheca* that was previously known only from the Early Cenomanian (Late Cretaceous) of eastern North America. The new finding also provides additional support for the presence of a diverse complex of plants, e.g. the

Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales group, in the Early Cretaceous vegetation co-occurring with the early diverging angiosperms. The presence of psilate pollen with more coarsely perforate grains in *Erdtmanitheca portucalensis* shows that this feature may be related to preservation and may not be a useful systematic character.

It is also clear that a punctate tectum occurs both in pollen with a distinct foot layer and in pollen with a foot layer that is poorly developed or lacking and that these pollen features (punctate tectum/distinct foot layer contra psilate tectum/absent or indistinct foot layer) cannot be used to place the Erdtmanithecales pollen organs and seeds in separate clades.

Acknowledgements

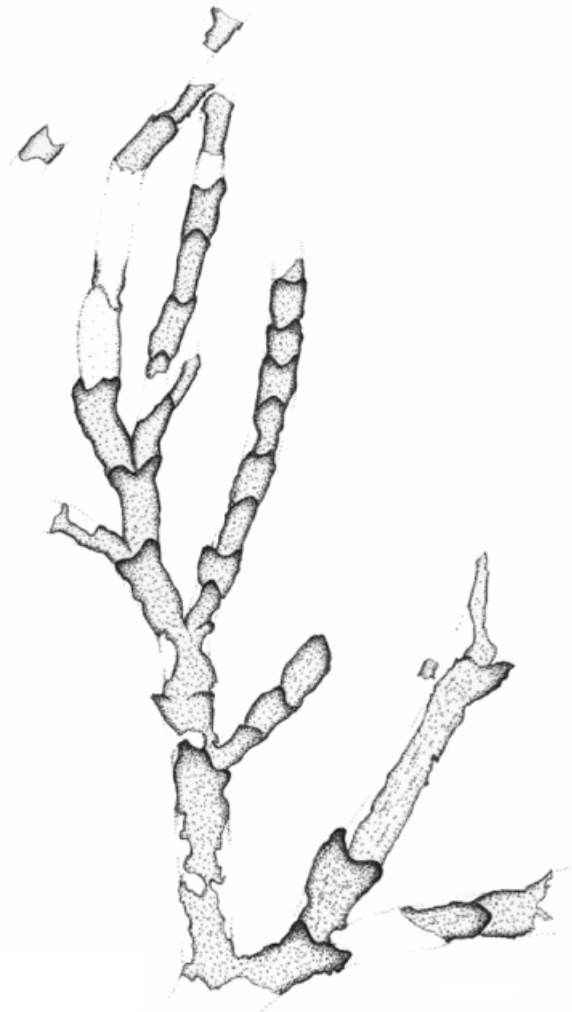
We thank Jorge Dinis, Coimbra, for valuable assistance in field work and for information on the geology of the Figueira da Foz Formation. We also thank Eduarda Ferreira, Caparica, for technical assistance in the laboratory, Yvonne Arremo, Stockholm, for technical assistance with the scanning electron microscope, Carina Svensson and Lena M. Gustavsson, Stockholm, for technical assistance with sections for ultrastructural studies and with the TEM investigations. Patrick Herendeen, Chicago, and Johanna van Konijnenburg-van Cittert, Leiden, are thanked for helpful comments on the manuscript. This work was supported by a fellowship from the "Fundação para a Ciência e a Tecnologia" (SFRH/BD/24849/2005) to Mário Miguel Mendes and a grant from the Swedish Natural Science Research Foundation (VR) to Else Marie Friis.

References

- Batten, D. J. & Dutta, R. J. (1997). Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 99, 25–54.
- Brenner, G. J. (1963). *The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland*. Baltimore: Md. Dep. Geol. Mines Water Resour. Bull. 27.
- Brenner, G. J. (1967). The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1948. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 5, 123–127.
- Couper, R. A. (1956). Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman. *New Phytol.*, 55, 280–285.
- Couper, R. A. (1958). British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica B*, 103, 75–179.
- Daddow, L. Y. M. (1983). A double lead stain method for enhancing contrast of ultra thin sections in electron microscopy: A modified multiple staining technique. *J. Microsc.*, 129, 147–153.
- Dinis, J. L. (1999). *Estratigrafia e sedimentologia da formação da Figueira da Foz. Aptiano a Cenomaniano do sector norte da Bacia Lusitânica*. Coimbra: Univ. Coimbra. Ph.D. Diss.
- Dinis, J. L. (2001). Definição da Formação da Figueira da Foz – Aptiano a Cenomaniano do sector central da margem oeste ibérica. *Comun. Inst. Geol. Min.*, 88, 127–160.
- Dinis, J., Rey, J. & de Graciansky, P.-C. (2002). Le Bassin Lusitanien (Portugal) à l'Aptien supérieur-Albien: Organisation séquentielle, proposition de corrélations, évolution. *C. R. Geoscience*, 334, 757–764.
- Dinis, J. L. & Trincão, P. (1991). Controlos deposicionais e biostratigrafia da base dos "grés belasianos" (Aptiano, Bacia Lusitânica). *Comunic. Serv. Geol. Portugal*, 77, 89–102.
- Erdtman, G. (1948). Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic time? *GFF*, 70, 265–271.
- Friis, E. M., Crane, P. R. & Pedersen, K. R. (1997). *Anacostia*, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with trichotomocolpate/monocolpate pollen. *Grana*, 36, 225–244.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., Bengtson, S., Donoghue, P. C. J., Grimm, G. W. & Stampanoni, M. (2007). Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature*, 450, 549–552.
- Friis, E. M. & Pedersen, K. R. (1996). *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, 35, 104–112.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (1994). Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Syst. Evol.*, 8, 31–49.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (1999). Early angiosperm diversification: The diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 86, 259–296.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2000). Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, 39, 226–239.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2001). Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature*, 410, 357–360.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2004). Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 101, 16565–16570.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2006). Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 232, 251–293.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2009). Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales group. *Am. J. Bot.*, 96, 252–263.
- Groot, J. J. & Penny, J. S. (1960). Plant microfossils and age of nonmarine Cretaceous sediments of Maryland and Delaware. *Micropalaeontology*, 6, 225–236.
- Hasenboehler, B. (1981). *Étude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomanien du "Bassin Occidental Portugais" au sud de l'Accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal)*. Paris: P. & M. Curie Univ. D. Sci. Diss.
- Heer, O. (1881). *Contributions à la flore fossile du Portugal*. Lisboa: Comiss. Trab. Geol. Portugal.
- Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Burla, S. & Weissert, H. (2007). New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: Implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 144, 39–76.
- Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Burla, S., Dinis, J. M. L. & Weissert, H. (2005). Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major palaeoenvironmental change. *Geology*, 33, 141–144.

- Hughes, N. F. (1961). Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. *Palaeontology*, 4, 292–299.
- Hughes, N. F. (1994). *The enigma of angiosperms origins*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Kuyt, O. S., Muller, J. & Waterbolk, H. T. (1955). The application of palynology to oil geology with special reference to Western Venezuela. *Geol. Mijnbouw*, 17, 49–75.
- Kvaček, J. & Pacltová, B. (2001). *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. *Cret. Res.*, 22, 695–704.
- Leereveld, H., de Haan, P. J. & Juhász, M. (1989). *Stratigraphic evaluation of spore/pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine-Mediterranean realm*. Utrecht: Lab. Palaeobot. Palynol. Utrecht Univ. Sp. Serv. Rep. 89/07.
- Mendes, M. M., Friis, E. M. & Pais, J. (2008a). *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 149, 50–56.
- Mendes, M. M., Pais, J. & Friis, E. M. (2008b). *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales link. *Grana*, 47, 211–219.
- Pais, J. & Reyre, Y. (1981). Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Bol. Soc. Geol. Portugal*, 22, 35–40.
- Pais, J. & Trincão, P. (1983). Contribuições para o estudo estratigráfico e paleobotânico dos “grés grosseiros inferiores” (arenitos do Carrascal). I – A jazida de Almas do Juncal. *Ciências Terra*, 7, 141–160.
- Pedersen, K. R., Crane, P. R. & Friis, E. M. (1989). Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. *Grana*, 28, 279–294.
- Rey, J., Dinis, J. L., Callapez, P. & Proença Cunha, P. (2006). *Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Cretácico de Portugal*. Lisboa: Cadernos de Geologia de Portugal, Ed. INETI.
- Reymanówna, M. (1968). On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grojec, Poland. *Bot. J. Linn. Soc.* 61, 147–152.
- Romarez, C. (1946). Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Bol. Mus. Lab. Min. Geol. Fac. Ciên. Univ. Lisboa*, 135–149.
- Rothwell, G. W., William, L. C. & Stockey, R. A. (2009). Is the anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales. *Am. J. Bot.*, 96, 296–322.
- Rydin, C., Pedersen, K. P. & Friis, E. M. (2004). On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 16571–16576.
- Rydin, C., Pedersen, K. R., Crane, P. R. & Friis, E. M. (2006). Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): Evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Ann. Bot.*, 98, 123–140.
- Saporta, G. (1894). *Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique*. Lisbon: Mem. Dir. Trav. Geol. Portugal.
- Scheuring, B. W. (1970). *Palynologische und palynostratigraphische Untersuchungen des Keuper im Bölchen-Tunnel (Solothurner Jura)*. Basel: Komm. f. Schweiz. Paläontol. Abhandl. Abh. 88.
- Scheuring, B. W. (1978). *Mikrofloren aus den Meridealken des Mt. San Giorgio (Kanton Tessin)*. Basel: Komm. f. Schweiz. Paläontol. Abhandl. Abh. 100.
- Teixeira, C. (1948). *Flora Mesozóica Portuguesa, Parte I*. Lisbon: Mem. Serv. Geol. Portugal.
- Teixeira, C. (1950). *Flora Mesozóica Portuguesa, Parte II*. Lisbon: Mem. Serv. Geol. Portugal.
- Teixeira, C. (1952). Notes sur quelques gisements des végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. *Rev. Fac. Ciên. Lisboa*, 2, 133–154.
- Tekleva, M. V., Krassilov, V. A., Kvaček, J. & Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (2006). Pollen genus *Eucommiidites*: Ultrastructure and affinities. *Acta Palaeobot.*, 46, 137–155.
- Trincão, P. (1990). *Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia*. Lisbon: Univ. Nova de Lisboa. Ph. D. Diss.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1971). In situ gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Acta Bot. Neerl.*, 20, 1–96.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1972). Some additional notes on male gymnosperm fructifications from the Jurassic flora of Yorkshire. *Acta Bot. Neerl.*, 21, 95–98.
- Zbyszewski, G., França, J. C. & Ferreira, O. (1961). *Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B, Alcobaça*. Lisbon: Serv. Geol. Portugal.

ARTIGO IV





Reassessment of the cheirolepidiaceous conifer *Frenelopsis teixeirae* Alvin et Pais from the Early Cretaceous (Hauterivian) of Portugal and palaeoenvironmental considerations

Mário Miguel Mendes ^{a,b,*}, Jorge L. Dinis ^c, Bernard Gomez ^{d,e,f}, João Pais ^a

^a CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal

^b Geosciences Department, University of Évora, Apartado 94, 7002-554 Évora, Portugal

^c IMAR – Institute of Marine Research, Earth Sciences Department, University of Coimbra, 3000-272 Coimbra, Portugal

^d Université de Lyon, F-69622, Lyon, France

^e Université Lyon 1, Villeurbanne, France

^f CNRS, UMR5125, Paléoenvironnements et Paléobiosphère, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 June 2009

Received in revised form 27 February 2010

Accepted 1 March 2010

Available online 7 March 2010

Keywords:

Frenelopsis

conifer cuticles

Early Cretaceous

palaeoenvironment and palaeoclimate

western Portugal

ABSTRACT

Frenelopsis teixeirae Alvin et Pais is reported from the Lower Cretaceous (Hauterivian) of the Vale Cortiço clay pit, Santa Susana Formation, near Torres Vedras, western Portugal. This is the second occurrence of *F. teixeirae*, previously known from a single specimen from the Valanginian of the Vale de Lobos Formation exposed at the beach cliff near Sesimbra. The diagnosis is emended and the description is completed based on well preserved leaves and twigs compressions. The specimens consist of leafy axes with whorls of either two or three leaves, each of the abaxial and adaxial surfaces showing a central horseshoe-shaped notch at the base, a trichome of both long hairs and massive papillae covering both outer cuticle surfaces, and stomata also borne on the adaxial cuticle. The dark grey mudstone bed with *F. teixeirae* is interpreted as a tidal-flat to estuarine deposit. In Portugal *Frenelopsis* species are known from a wide variety of deposits from the Valanginian to the Maastrichtian reflecting specific habitats.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The continental Cretaceous deposits of the Lusitanian Basin are exposed in the Estremadura and the Beira Litoral regions in western Portugal and have been studied for leaf floras (e.g., Heer, 1881; Saporta and Choffat, 1894; Romariz, 1946; Teixeira, 1948, 1950, 1952). Microfossil sporomorphs from the Early Cretaceous of the Estremadura (e.g. Groot and Groot, 1962; Rey, 1972; Berthou et al., 1981; Hasenboehler, 1981; Médus and Berthou, 1980; Leereveld et al., 1989; Trincão, 1990) and the Beira Litoral regions (e.g. Pais and Reyre, 1981; Trincão et al., 1989) have been also studied. Over the past twenty-five years studies of a series of mesofossil floras containing well-preserved angiosperm and non-angiosperm reproductive structures have provided important information on the biology, systematic composition and diversity of Early Cretaceous floras (e.g. Friis et al., 2006; Mendes et al., 2008a,b; Friis et al., 2009).

Gymnosperms were particularly widespread in the Early Cretaceous ecosystems of Portugal. The extinct conifer family Cheirolepidiaceae

Takhtajan (Doludenko, 1978) occurred in both hemispheres from the Triassic to the Maastrichtian floras of Northern and Southern Hemispheres (Pons and Broutin, 1978; Batten and MacLennan, 1984; Watson, 1988; Taylor et al., 2008). Members of the Cheirolepidiaceae family show a diverse morphological and anatomical variability of the shoots and leaves (e.g. Watson, 1988; Srinivasan, 1995; Daviero et al., 2001). The fossil genus *Frenelopsis* Schenk emend. Watson (Watson, 1977) includes sixteen species based on the cuticular features of vegetative leafy axes (e.g. Watson, 1988; Kvaček, 2000; Gomez et al., 2002a,b). Most species have been reported from the Cretaceous of the Northern Hemisphere, specially in Europe, but *Frenelopsis* has also been reported from Northern Gondwana in Brazil and Colombia (Sucerquia et al., 2008), Egypt (Lejal-Nicol, 1987) and Sudan (Watson, 1983). Several localities have been reported from the Valanginian to the Maastrichtian of the Estremadura and Beira Litoral regions in western Portugal, but only the descriptions of *Frenelopsis occidentalis* Heer emend. Alvin, *Frenelopsis oligostomata* Romariz emend. Alvin and *Frenelopsis teixeirae* Alvin et Pais were described based on light and scanning electron microscopes studies (Alvin, 1977; Lauerjat and Pons, 1978; Alvin and Pais, 1978).

In the present paper we report a new locality from the Lower Cretaceous (Hauterivian) of Vale Cortiço clay pit, Santa Susana Formation, near Torres Vedras in western Portugal in which well preserved leaves and twigs compressions of *Frenelopsis teixeirae* occur.

* Corresponding author. Present address: CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829-516 Caparica, Portugal. Tel.: +351 21 2948573; fax: +351 21 2948556.

E-mail addresses: mmendes@mail.telepac.pt (M.M. Mendes), jodinis@dct.uc.pt (J.L. Dinis), bernard.gomez@univ-lyon1.fr (B. Gomez), jip@fct.unl.pt (J. Pais).

They allow a more detailed description and an emendation of the diagnosis published by Alvin and Pais (1978). The analysis of its stratigraphic occurrence and palaeoecology contributes to the debate on the palaeoenvironments and especially the palaeoclimatic significance of this group.

2. Geological setting

The plant mesofossils were collected from the Lower Cretaceous of an opencast clay pit located at 39° 07' 26" N and 09° 14' 17" W between the villages of Ameal and Torres Vedras (Estremadura region, western Portugal). The nearest topographic locality on the 1:25000 map (Carta Militar de Portugal, Folha 362-Ramalhal, 1971 edition) is Vale Cortiço (Fig. 1).

The dark grey mudstones bearing the plant mesofossils belong to the unit "sandstones with fossil plants of Torres Vedras and Cercal" ("Grés com vegetais fósseis de Torres Vedras e Cercal") referred on the

1:50 000 geological map of the Portuguese Geological Survey (Carta Geológica de Portugal, Folha 30-B, Bombarral, Zbyszewski et al., 1966). This geological map is being revised, and the next version will follow the geological map and units defined by Rey (1993). According to the latter work and our recent field surveys, the sampled bed belongs to the Santa Susana Formation (Fig. 2).

At the Vale Cortiço clay pit, this formation is about 6m thick and consists mainly of cross-stratified yellowish sandstones, showing locally intense iron oxide-hydroxide cementation, and massive or laminated bluish siltstones and mudstones, with beds showing a characteristic reticulated limonitic laminations (Fig. 3). Fossil tree trunks occur, most of them being covered by a Fe-oxidized coat or pyrite. The lutitic and marly beds of the Santa Susana Formation includes moulds of arenaceous foraminifera and bivalves (Ferreira, 1958; Rey, 1972). The overall sedimentological and palaeontological data indicate a tidal flat to estuarine environment (Rey, 1993, 2006). The foraminifera assemblage indicates a late Valanginian to early Hauterivian age for the Santa Susana Formation (Rey, 1972, 1993).

3. Materials and methods

Bulk sediment samples were collected and dried by the three of us (M.M. Mendes, J.L. Dinis and J. Pais) in 2005 and 2008. In the laboratory the sediment samples were disaggregated in water and washed using a shower through a 125 µm net mesh sieve. Fossil plant remains were extracted from the sediment samples 31, 32, 142, 144, 145 and 146 and consist of unidentified charcoals and compressions of *Frenelopsis* leaves and twigs that were sorted out macroscopically. The diversity of the samples is low, no other plant mesofossils were found.

Overviews of *Frenelopsis* cuticles were first photographed with a Nikon Coolpix 7900 and a scanner EPSON Perfection V700 Photo. Details were taken with a Nikon D1 under a stereomicroscope OLYMPUS SZX9. The cuticles were cleared in Schulze's reagent (a few crystals of potassium chlorate in 58% nitric acid) followed by treatment with diluted ammonium hydroxide (a few drops in water bath). They were cleaned in 40% hydrofluoric acid to remove siliceous remnants, and rinsed with water. Cylindrical internodes were dissected into two parts following the folds resulting from the fossilization. The thin adaxial cuticles were removed from the corresponding abaxial cuticles of leaves with two needles and a scalpel. They were mounted on glass slides in glycerine jelly for light microscopic examination. Other cuticles were mounted with carbon tabs on aluminium stubs for scanning electron microscopic examination.

Light microscopic examinations were performed using a Leitz Aristoplan microscope. Photomicrographs were made with a Nikon DS100. Cuticle stubs were examined under a Hitachi S800 SEM at the CTp and a Hitachi S570 at the Department of Paléoenvironnements and Paléosphère UMR5125 PEPS, University of Lyon 1 (Claude Bernard) and a Jeol JSM-T330A scanning electron microscope (FE-SEM) at the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon.

Measurements were made using a freeware Image J 1.410 (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij>).

The fossil material described in this paper is deposited in the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Portugal. They are numbered from P0109 to P0116 and from P0223 to P0238.

4. Systematic palaeontology

Spermatophyta

Class: Coniferopsida

Order: Coniferales

Family: Cheirolepidiaceae Takhtajan, 1963

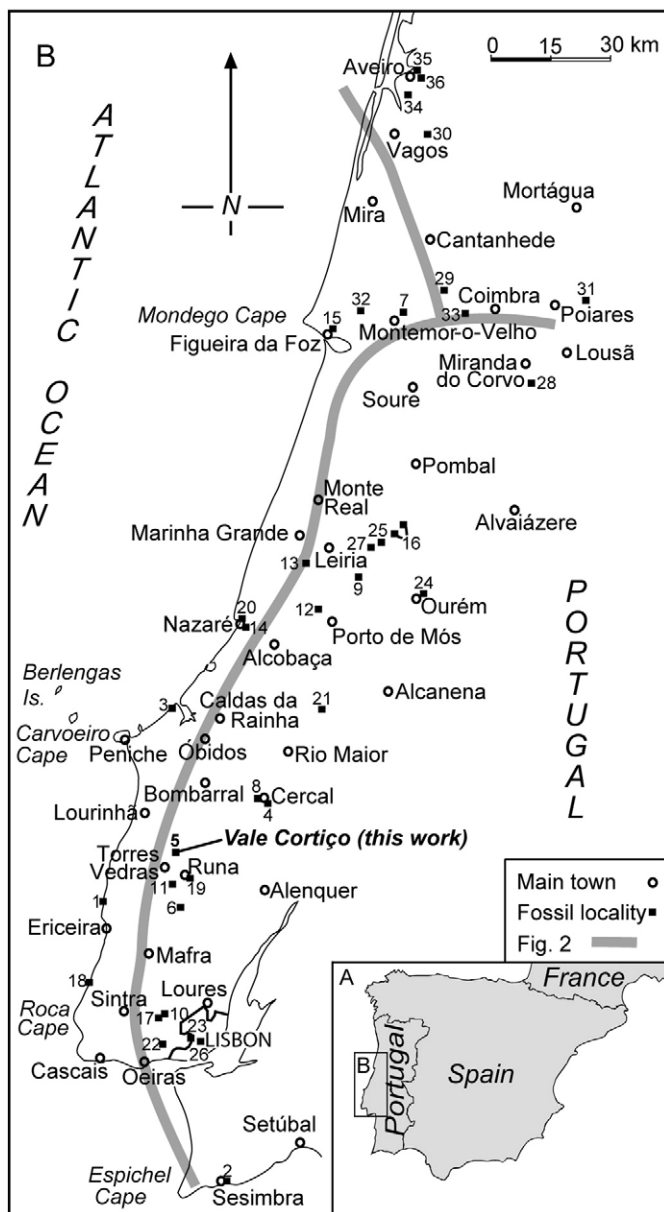


Fig. 1. Geographical position of Vale Cortiço and other *frenelopsid* localities from the Cretaceous of western Portugal (see Table 1 for detail). The grey lines indicate the approximate position of the sections described in Fig. 2.

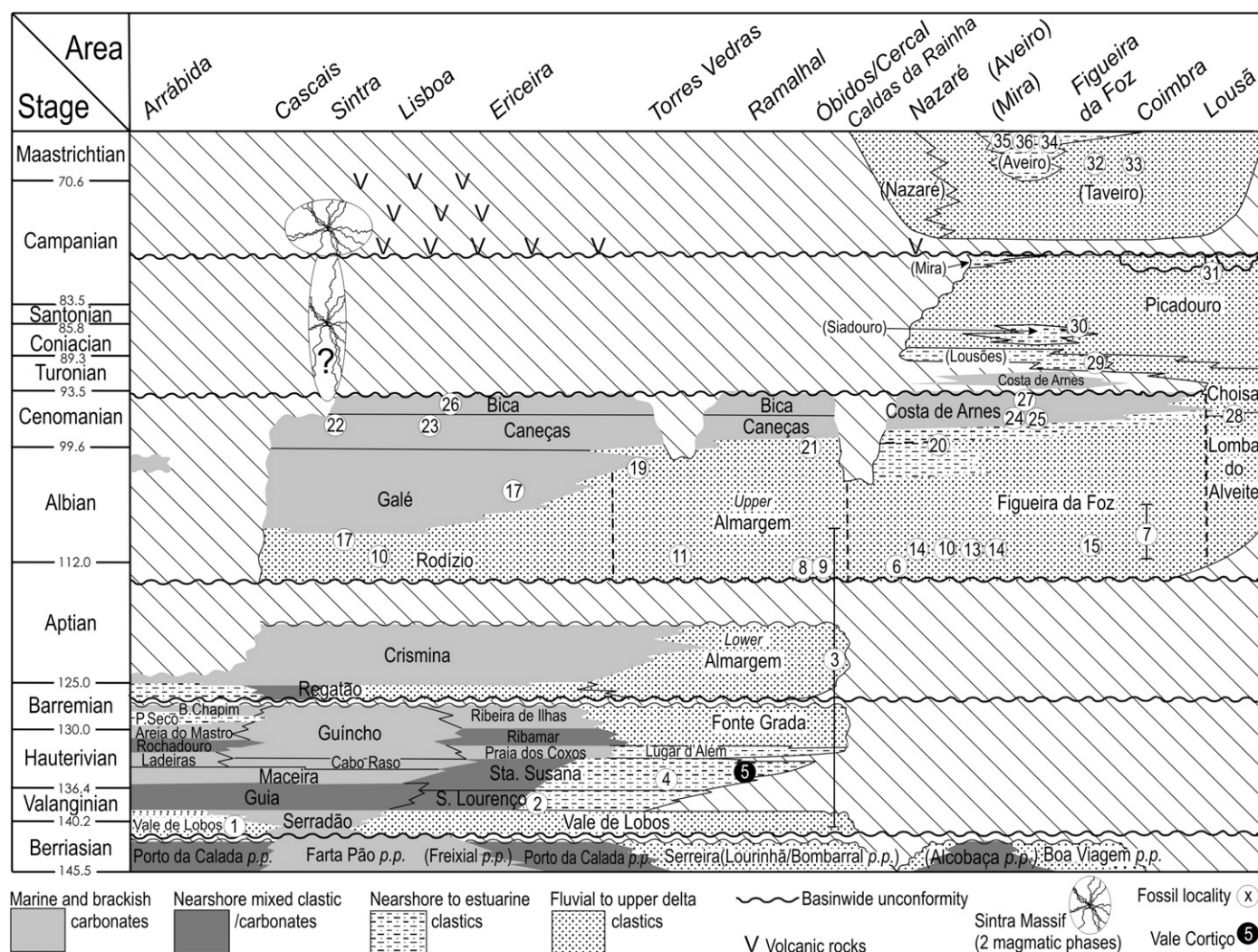


Fig. 2. Stratigraphic, sedimentological and environmental setting of the Vale Cortiço clay pit and other frenelopsid sites from the Cretaceous of western Portugal (see Table 1 for more details).

Genus: *Frenelopsis* Schenk, 1869 emend. Watson, 1977

Frenelopsis teixeirae Alvin et Pais, 1978

(Fig. 4; Plate I, 1–18; Plate II, 1–16; Plate III, 1–12)

Holotype: 23088 (Geological Museum of Lisbon, Portugal)

Type locality: Beach cliff, Sesimbra, western Portugal (38° 26' 32.6" N; 09° 05' 52.02" W).

Remarks: A single specimen was collected and studied by Alvin and Pais (1978) and constitutes the holotype. Several specimens were collected from the new locality and are listed below.

New specimens: P0109–P0111 (sample 31), P0112–P0116 (sample 32), P0223–P0232 (sample 145), P0233–P0234 (sample 142), P0235 (sample 144), P0236 (sample 145), P0237–P0238 (sample 146).

New locality: Vale de Cortiço clay pit situated between Torres Vedras and Ameal villages, Estremadura region, Portugal (39° 07' 26" N; 09° 14' 17" W).

Stratigraphic position: Santa Susana Formation.

Age: early Hauterivian (Early Cretaceous).

Original diagnosis: see Alvin and Pais (1978).

Emended diagnosis: Narrow leaved segments (internodes) branched at narrow angles. Alternating whorls of two or three sheathed leaves. Both adaxial and abaxial leaf surfaces with one basal central horseshoe-shaped notch. Free leaf triangular with rounded tip and margin fringed by long unicellular hairs.

Abaxial cuticle about 20 µm thick, thinner toward leaf tips, with outer periclinal wall slightly thinner. Ordinary epidermal cells mostly isodiametric, longer than wide, not in well defined longitudinal rows. Epidermal cells bearing small hemispherical papillae usually as long as wide and unicellular conical hollow hairs. Stomata arranged in irregular longitudinal rows, two stomata of adjacent rows being separated by 3–4 epidermal cells and within the row by 4–5 epidermal cells. Subsidiary cells 5–6, forming a stomatal apparatus of about 70 µm in diameter and each bearing one massive outer papilla and one inner papilla. Leaf tip surface covered by long conical hairs, while papillae plus hairs outgrown on the rest of leaf.

Adaxial leaf cuticle very thin showing square to rectangular ordinary epidermal cells, a few stomata and trichomes.

Description: The specimens consist of leaves and twigs compressions, showing usually unbranched, free and fragmented, cylindrical leafy axes composed of successive articles that end distally in whorls of two or three triangular free tips (Fig. 4; Plate I, 1–5, 9–11). The whorls alternate at 90° in the two-leaf-whorled axes giving the leaf axes an opposite decussate phyllotaxis or at 120° in the three-leaf-whorled axes (Plate I, 2–3, 9–10). The branches rise at angles of 15–20° (Plate I, 3). The sheathed leaves are constituted by short adaxial surfaces shortly fusing at their bases (Plate I, 7–8; Plate II, 3–4) and by long abaxial surfaces at length fusing at their bases and laterally showing no sutures

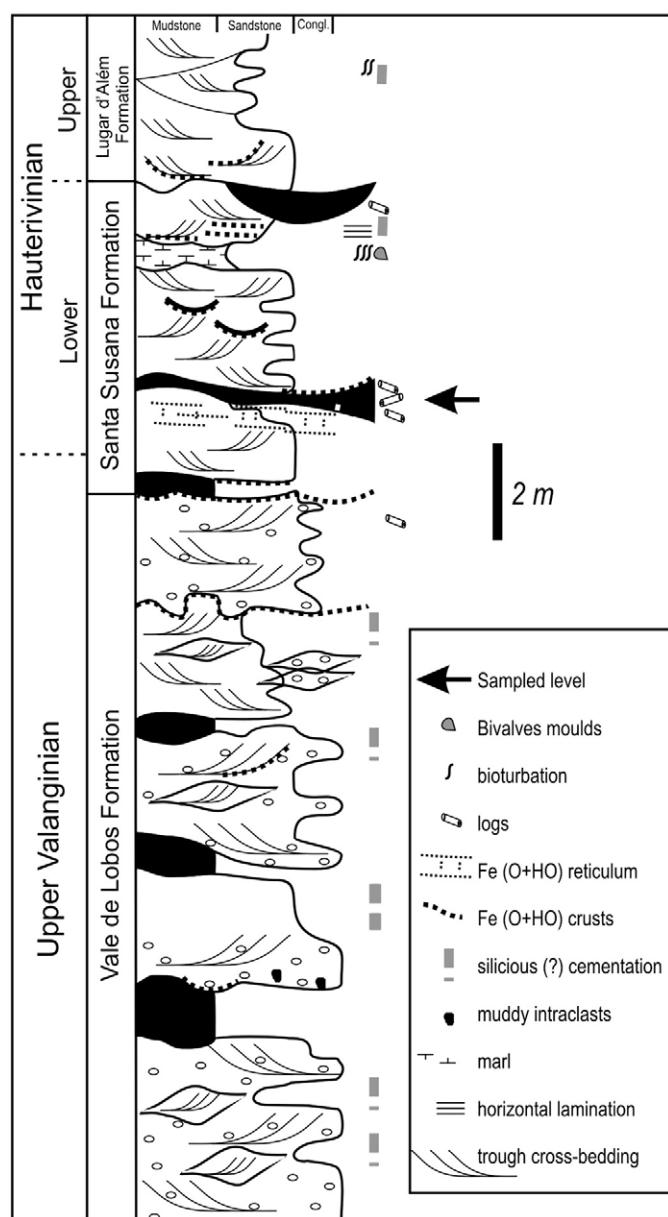


Fig. 3. Stratigraphic log of the Vale Cortiço clay pit.

(Plate I, 1–4, 9–10). Both the adaxial and the abaxial surfaces of each leaf show at their bases one central horseshoe-shaped notch (Plate I, 4, 6; Plate III, 1–2). The sheathed leaves measure 1.8–5.9 mm long and 1.2–2.5 mm wide. The free parts of leaves are identical and triangular (Plate I, 1–5, 9–11; Plate II, 1–4) and measure 0.4–1.4 mm long and 1.3–2.5 mm wide at the base. The leaf margins are bordered by long unicellular hairs of 30.7–69.3 μm long and 9.6–25.1 μm wide at the base (Plate II, 3–4).

The abaxial cuticle measures 5.9–41.3 μm in thickness. In outer view, the ordinary epidermal cells bear papillae, 6.3–17.2 μm long and 12–16 μm wide and unicellular hairs, 60–100 μm long and 24–32 μm wide at the base (Plate I, 5; Plate II, 1–2, 5–9). The small hemispherical papillae are usually as long as they are wide. The long conical hairs taper towards an acute or sometimes obtuse apex. The cuticle of the abaxial face of the leaf becomes thinner towards the leaf tip and bears a larger number and density of long conical hairs. These hairs are arranged close together, leaving only a little space to view the small hemispherical papillae or the stomata (Plate II, 6).

The density of papillae and hairs together is equal, or slightly superior, to the rest of the cuticle. The small hemispherical papillae outnumber the long conical hairs (Plate II, 9). The ordinary epidermal cells are only observed under the light microscope due to the constant occurrence of hypodermis in the specimens studied (Plate I, 12; Plate II, 13). They are isodiametric, rectangular to polygonal and measure 25–45 μm long and 15–30 μm wide. The anticlinal walls of the epidermal cells are 5.5–9.5 μm thick. The periclinal walls are 7–13 μm thick. The ordinary hypodermal cells are longitudinally elongated. They measure 10.4–177.1 μm long and 3.8–28.4 μm wide. The anticlinal wall of ordinary hypodermal cells are 1.6–4.5 μm thick and their periclinal walls are 2.3–7.3 μm thick. Six to eight hypodermal cells form a monocyclic ring around the stomata pit delimiting the under stomatal chamber (Plate II, 13–16). Those hypodermal cells measure 6.8–78.8 μm long and 4.5–52.7 μm wide.

Stomata are arranged in ill-defined longitudinal rows (7–9 per linear mm) separated by 3–4 epidermal cells and converge towards the tip of the leaf (Plate I, 5, 12; Plate II, 1–5). On the same stomatal row, 4–5 epidermal cells generally occur between two stomata. Some of the stomata can be disordered in the stomatal row, which perturbs the intermediary rows of epidermal cells. The stomatal density fluctuates between 40 and 55 per mm^2 . The stomatal apparatus consist of 5–6 subsidiary cells (Plate I, 13–18; Plate II, 10–12, 14–16) and measure 65–75 μm in diameter. Each subsidiary cell bears one massive outer papilla and one inner papilla. The outer papillae fuse at their bases in a lobed rim surrounding the stomatal pit, while they protrude over the pit forming a rosette-shaped opening of 29–34 μm wide. The anticlinal walls of the cells are 2.0–4.5 μm thick. Inside the stomatal pit the inner papillae measure 11.7–25.0 μm in long and 10.9–26.5 μm wide (Plate II, 10–12). The two guard cells are sometimes preserved as one prolonged well-cutinized dorsal plate each (Plate II, 14–16). The two dorsal plates underhang the stomatal pit and measure 34.3–56.3 μm long and 1.9–13.9 μm wide. In inner view, the stomatal pit is circular or oval and measures 14.0–41.3 μm long and 1.9–13.5 μm wide.

The adaxial cuticle is 1–3 μm thick, thinner than the abaxial cuticle (Plate I, 7–8; Plate III, 1–2). The ordinary epidermal cells of adaxial cuticle are rectangular (Plate III, 4–5, 10) and measure 7–38 μm long and 12–20 μm wide. Their anticlinal walls are 4–8 μm thick. They are underlain by hypodermis (Plate III, 6–7, 10). A few stomata (Plate II, 8–12) and trichomes (Plate III, 3, 7) occur on the adaxial leaf surface.

5. Taxonomic discussion

Generic characters (e.g. whorls of two or three sheathed leaves, absence of sutures between leaves) allow us to identify the Vale Cortiço clay pit conifer cuticles as *Frenelopsis*. Three species of *Frenelopsis*, *F. choshiensis* Kimura, Saiki et Arai from the Barremian of Japan (Kimura et al., 1985), *F. pombetsuensis* Saiki from the Albian of Japan (Saiki, 1997) and *F. teixeirae* Alvin et Pais from the Valanginian of Portugal (Alvin and Pais, 1978) display whorls of two leaves only. *Frenelopsis sifloana* Watson from the Early Cretaceous of Sudan that usually bears three leaves per whorl sometimes probably has only two (Watson, 1983). As far as branching is concerned, *Frenelopsis ramosissima* Fontaine emend. Watson shows branches clearly emerging at the axillae of the leaves (Watson, 1977; Daviero et al., 2001; Axsmith and Jacobs, 2005). *Frenelopsis teixeirae* also displays three orders of normal, axillary branching, but was described from only a single specimen (Alvin and Pais, 1978; Watson and Alvin, 1999). Most of the *Frenelopsis* species do not possess papillae or hairs on the outer surface of the abaxial cuticle (Gomez et al., 2002a). Up to now only four exceptions have been described: (1) *Frenelopsis sifloana*, which shows one small hemispherical papilla on the outer face of each ordinary cell; (2)

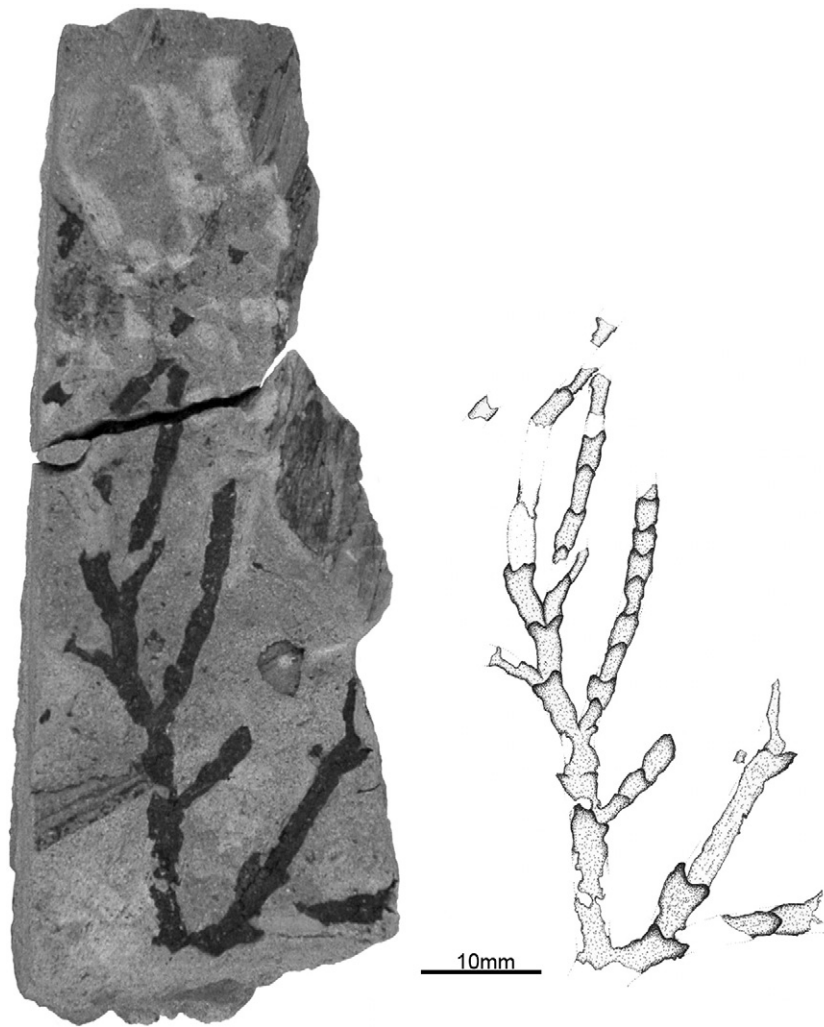


Fig. 4. Holotype 23088 (Geological Museum of Lisbon) of *Frenelopsis teixeirae* from the Valanginian of the Vale de Lobos Formation (Sesimbra site) and line drawing of specimen showing three-order branches and whorl of two opposite-decussate leaves.

Frenelopsis ramosissima, which bears papillae and epidermal hairs that can be extremely long. These hairs possess a widened base and taper suddenly towards the tip (Watson, 1977); (3) *Frenelopsis teixeirae*, which exhibits at least conical hairs present on flanks of leaf ("hair-like papillae" in the diagnosis by Alvin and Pais, 1978); (4) *Frenelopsis ugunaensis*, which display a combination of small hemispherical papillae and conical hairs (Gomez et al., 2002a). In conclusion we ascribe the Vale Cortiço clay pit *Frenelopsis* specimens to *Frenelopsis teixeirae*.

6. The frenelopsids from the Cretaceous of western Portugal and their palaeoenvironments

For decades members of the conifer family Cheirolepidiaceae were interpreted as indicators of arid climates based on the xeromorphic features of their vegetative parts (e.g. Vakhrameev, 1991). However, the use of frenelopsids as climatic proxies is increasingly challenged because they probably grew in different habitats and were adapted to a wide range of environmental conditions. This view was supported by the distribution of the pollen grains *Classopollis* Pflug (e.g. Batten, 1974; Batten and MacLennan, 1984) and the leafy shoot *Frenelopsis* (Watson and Alvin, 1999; Axsmith and Jacobs, 2005; Gomez et al., 2001; Coiffard et al., 2006, 2007; Coiffard and Gomez, 2010). More recently Aucour

et al. (2008) argued in favour of freshwater and brackish or marine habitats for *Frenelopsis* based on the geochemistry of cuticles from the middle Cretaceous of France and Spain, even if some species have more specific habitats (e.g. marshes for *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) Knobloch; Uličný et al., 1997). In addition, Haworth and McElwain (2008) suggested that xeromorphic features of *Pseudofrenelopsis parceramosa* (Fontaine) Watson may serve functions other than heat-induced transpiration.

In order to add to the debate, we compare the palaeoenvironments of 36 frenelopsid-bearing assemblages (including the Vale Cortiço one) from the Cretaceous of western Portugal (Table 1, Figs. 1 and 2). They are inferred based on palaeontological, sedimentological and stratigraphic data gathered from the literature and from personal unpublished field data of one of us (J.L. Dinis).

Fine-grained dominate the facies of frenelopsid assemblages. Mudstones are the most frequent sediments, but there are also limestones, marls and sandstones, especially when they contain lignites or at least a high organic matter content. The depositional systems associated range from purely freshwater (14) to fully (shallow) marine (5) environments. Fluvial to transitional, transitional and transitional to marine systems are interpreted in six, seven and four sites, respectively.

The frenelopsid record from the Cretaceous of Portugal should also be related to climatic data coeval of each site. However, the

information is spread in numerous publications of various fields of earth sciences dealing on climates at regional or global scales. The detrital clay assemblages from the Lower Cretaceous of Portugal are dominated by kaolinite in the continental to transitional deposits, and grade to smectite in marine sediments (Rey, 1972; Cunha, 1992; Dinis, 2001). Kaolinite is generally associated with warm humid climates, and is formed particularly in lateritic soils (Blanc-Valleron and Thiry, 1997). Smectite formation in soils is favoured by warm-temperate climates with seasonal changes of moisture (Thiry and Jacquin, 1993; Allen, 1998). Kaolinite dominates coarser sediments near the source areas, whereas smectite prevails in the distal and marine deposits due to differential settling (e.g. Daoudi et al., 2008).

The sediments from the Lower Cretaceous also include iron oxyhydroxide-rich mudstones with hydromorphic pedogenesis resulting from fluctuations in water table (Dinis, 2001), and lateritic to bauxitic karst infills (Gomes et al., 1996) pointing to a tropical to subtropical wet climate (Molina, 1997). The abundant “Purbeckian” and “Wealdian” facies represent marked seasonal changes in temperature and precipitation (Allen, 1998; Rey et al., 2006) and, according to the model of Haywood et al. (2004), with evaporation exceeding precipitation during the summer months and inducing water stress in plants.

The sediments from the upper Turonian to lower Campanian include significant amounts of kaolinite and iron oxyhydroxide, which were probably mainly inherited from the Lower Cretaceous (Cunha, 1992). These sediments are also locally rich in smectite or in illite and pedogenic

Plate I. Gross morphology and cuticles examined under light microscopy of *Frenelopsis teixeirae* from Vale Cortiço. (see on page 36)

1. Isolated internodes with whorls of two or three leaf tips; scale bar = 5 mm.
2. Imbricate internodes showing opposite decussate arrangement of two-leaved tips; scale bar = 2 mm.
3. Branched leafy axes showing whorls of two-leaved tips and axillary branching; scale bar = 2 mm.
4. Dissected abaxial cuticle showing two apical leaf tips and basal horse-shoe central notch; scale bar = 1 mm.
5. Abaxial cuticle of leaf tips showing long marginal hairs and converging stomatal rows toward the apices; scale bar = 1 mm.
6. Abaxial cuticle of leaf base showing thickened horse-shoe central notch; scale bar = 1 mm.
7. Leaf apices showing by transparency the adaxial cuticles unstuck from the abaxial cuticles; scale bar = 1 mm.
8. Very thin adaxial cuticle; scale bar = 500 µm.
9. Leafy axes showing whorls of two leaves, opposite decussate leaf arrangement and no suture between leaves examined under SEM; scale bar = 1 mm.
10. Leafy axes showing whorls of three leaves and no suture between leaves examined under SEM; scale bar = 500 µm.
11. Detail of two-leaved apices examined under SEM; scale bar = 500 µm.
12. Abaxial cuticle showing ill-defined stomatal rows and longitudinal alignments of ordinary epidermal cells examined under LM; scale bar = 50 µm.
- 13, 14, 15. The same stoma at three different focuses showing four outer papillae, four inner papillae and two dorsal plates, respectively examined under LM; scale bar = 20 µm.
- 16, 17, 18. The same stoma at three different focuses showing five outer papillae, five inner papillae and two dorsal plates, respectively examined under LM; scale bar = 20 µm.

Plate II. Abaxial cuticle of *Frenelopsis teixeirae* from Vale Cortiço examined under SEM. (see on page 37)

1. Outer view of leaf apex from a two-leaved internodes; scale bar = 500 µm.
2. Detail of 1 showing ill-defined stomatal rows and hairy and papillate cuticle surface; scale bar = 200 µm.
3. Inner view of two half of two leaf apices from a two-leaved internodes showing stomatal rows; scale bar = 500 µm.
4. Detail of 3 showing marginal fringe of long hairs, outer view of adaxial cuticle still attached and well developed hypodermis under the ordinary epidermal cells, subsidiary cells and guard cells; scale bar = 200 µm.
5. Detail of outer view of leaf apex showing fusion of surfacial papillae giving a wave-like pattern; scale bar = 50 µm.
6. Detail of outer view of middle leaf part showing mostly conical surfacial hairs; scale bar = 50 µm.
7. Detail of outer view of middle leaf part showing hemispherical surfacial papillae and three stomata; scale bar = 20 µm.
8. Detail of outer view of middle leaf part showing hemispherical surfacial papillae, one conical hair and five stomata; scale bar = 50 µm.
9. Detail of outer view of middle leaf part showing two rows of three stomata each; scale bar = 50 µm.
10. Detail of outer view of stoma showing five outer and five inner papillae; scale bar = 10 µm.
11. Detail of outer view of stoma showing four outer papillae (only two inner papillae are visible in the stomatal pit); scale bar = 10 µm.
12. Detail of outer view of stoma showing probably up to six outer papillae (only three inner papillae are visible in the stomatal pit); scale bar = 20 µm.
13. Detail of inner view of middle leaf part showing two rows of three stomata each and longitudinally elongated ordinary hypodermal cells undercovering the ordinary epidermal cells; scale bar = 50 µm.
14. Detail of inner view of stoma showing five subsidiary cells and two dorsal plates tightly closing the stomatal pit; scale bar = 20 µm.
15. Detail of inner view of stoma showing four subsidiary cells and two dorsal plates tightly closing the stomatal pit; scale bar = 20 µm.
16. Detail of inner view of stoma showing six subsidiary cells and probably entire two guard cells with their dorsal plates tightly closing the stomatal pit; the stomatal complex is mostly undercovered by monocyclic or partly dicyclic rings of hypodermal cells; scale bar = 20 µm.

Plate III. Adaxial cuticle of *Frenelopsis teixeirae* from Vale Cortiço examined under SEM. (see on page 38)

1. Outer view of entire mostly triangular adaxial cuticle showing basal central horse-shoe shaped notch and rounded apex; scale bar = 200 µm.
2. Detail of 1 showing the basal central horse-shoe shaped notch with thickened border and papillate surface; scale bar = 100 µm.
3. Outer view showing a mixture of superficial long conical hairs and small hemispherical papillae; scale bar = 100 µm.
4. Inner view showing polygonal ordinary epidermal cells partly covered by hypodermis; scale bar = 200 µm.
5. Detail of 4 showing polygonal ordinary epidermal cells; scale bar = 20 µm.
6. Detail of 4 showing hypodermis undercovering the hypodermal cells; scale bar = 50 µm.
7. Outer view showing a fringe of very long hairs (between the abaxial and adaxial cuticle); scale bar = 100 µm.
- 8, 9. Outer view of stomata showing massive outer papillae; scale bar = 20 µm.
10. Inner view showing polygonal ordinary epidermal cells, others undercovered by elongate hypodermal cells, and a stoma; scale bar = 50 µm.
11. Detail of 10 showing a stoma with 6 subsidiary cells; scale bar = 20 µm.
12. Detail of 6 showing a stoma with 5 subsidiary cells; scale bar = 20 µm.

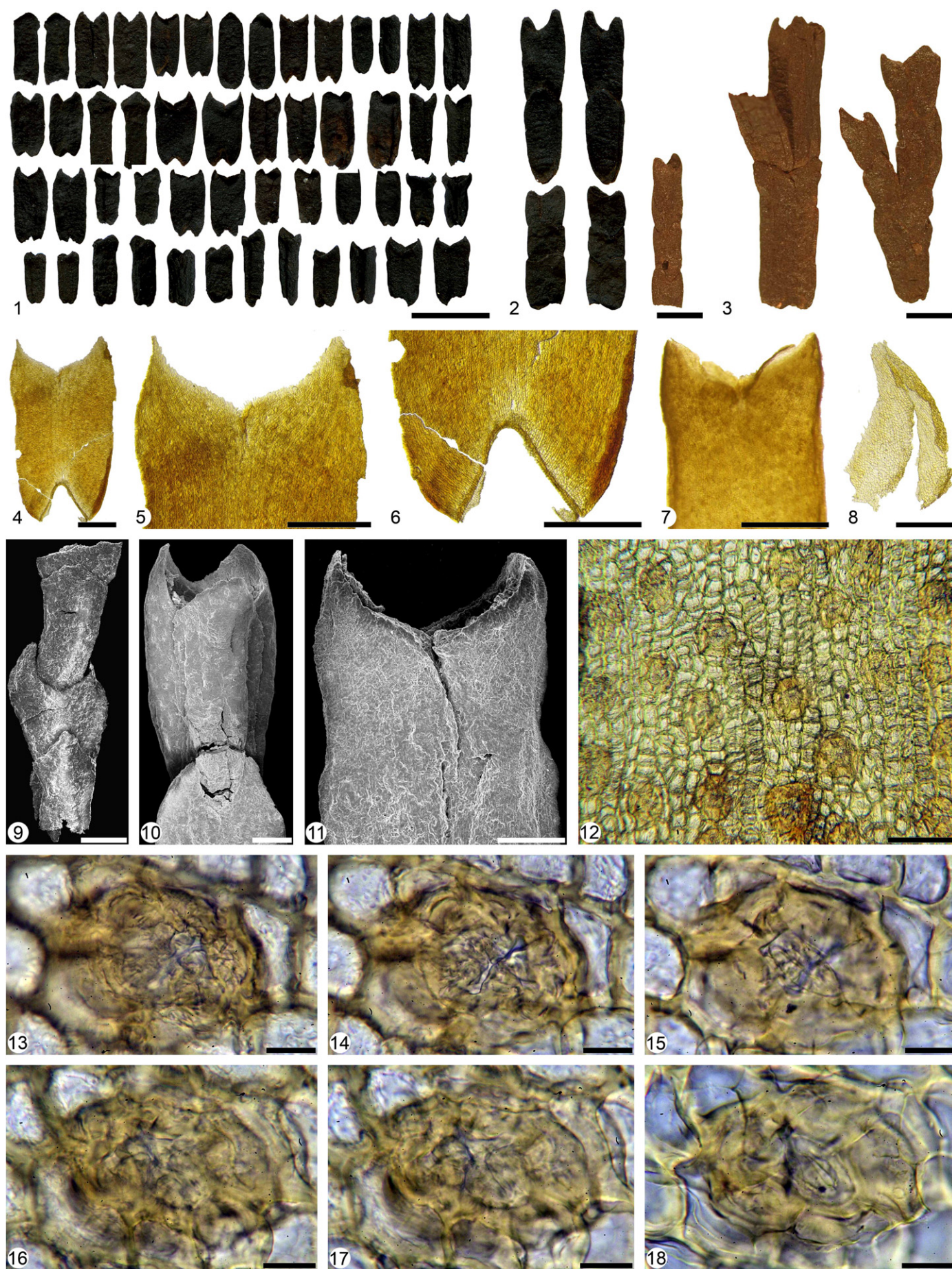


Plate I (see caption on page 35).

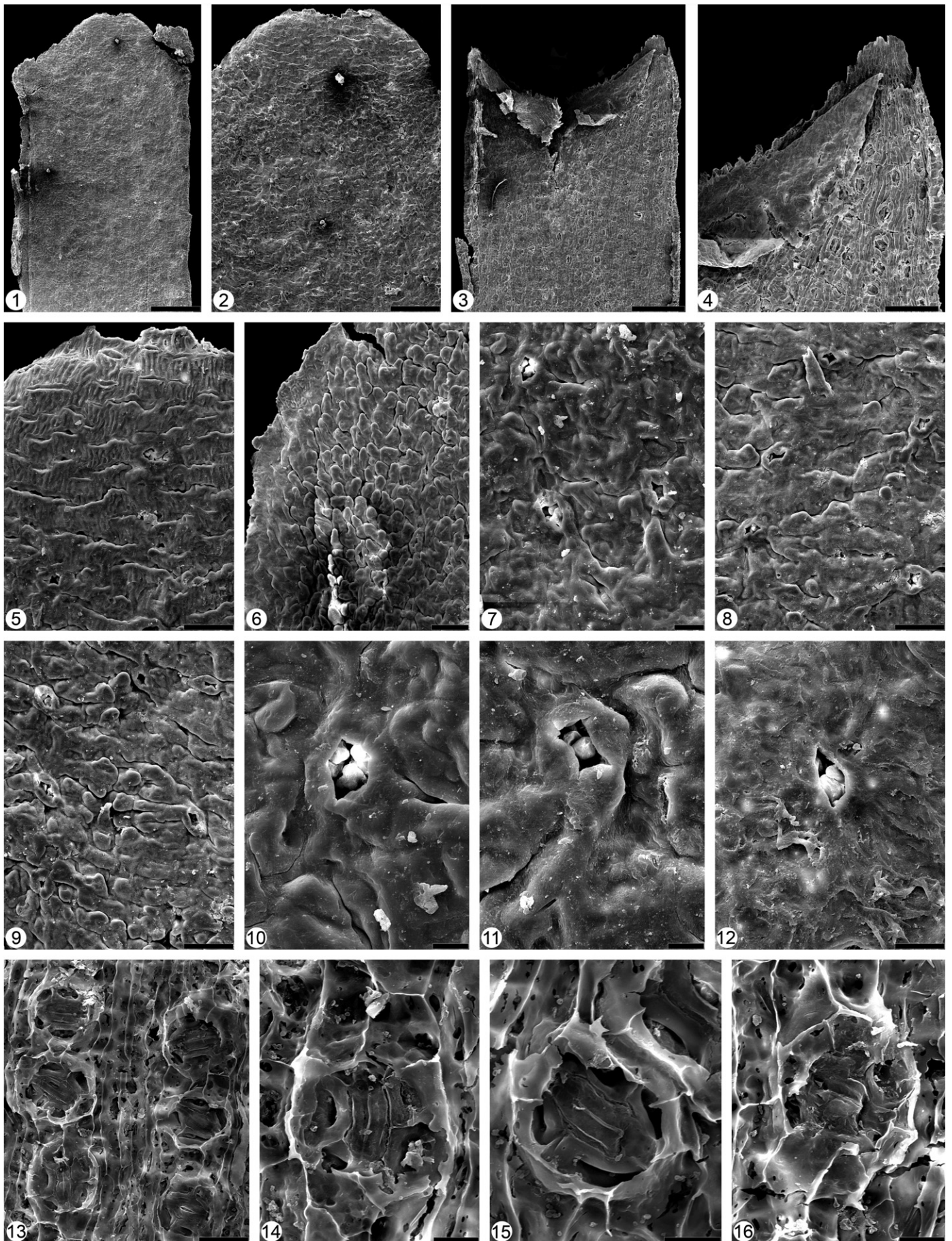


Plate II (see caption on page 35).

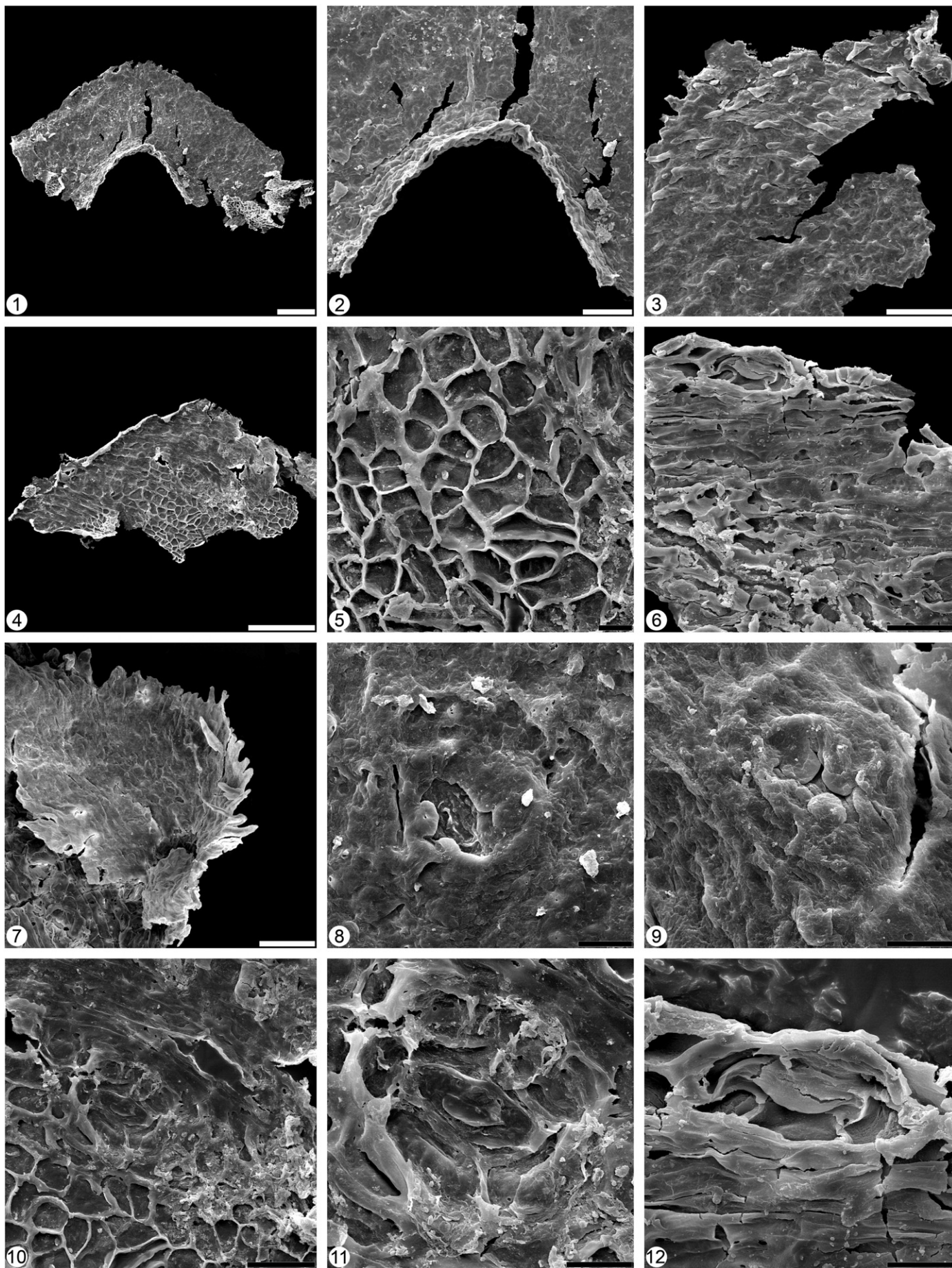


Plate III (see caption on page 35).

Table 1
Frenelopsids of Vale Cortiço clay pit and other Cretaceous localities of western Portugal with geographical location, stratigraphic setting, age and environmental interpretation (new field recognitions marked by asterisk) *F.*: *Frenelopsis*, *P.*: *Pseudofrenelopsis*.

Age	Genus species	No	Locality	Area	Stratigraphy	Palaeoenvironment	References
Maastrichtian	<i>F. oligostomata</i>	36	Esgueira	Aveiro	Fm. Aveiro	Deltaic channel, brackish lagoon	Romariz, 1946; Alvin, 1977 ; Lauverjat and Pons, 1978; Bocherens et al., 1994.
	<i>F. occidentalis</i>	35	Mataduchos	Aveiro	Fm. Aveiro	Lagoonal tidal channels	Choffat, 1900; Bernardes and Corrochano, 1987; Moron 1981.
	<i>F. aff. occidentalis</i>	34	Arada	Aveiro	Fm. Aveiro	Fluvial to estuarine coastal plain	Teixeira, 1946; Bernardes and Corrochano, 1987; Antunes and de Broin, 1988.
Late Campanian to Maastrichtian	<i>F. sp.</i>	33	Taveiro	Coimbra	Fm. Taveiro	Meandering fluvial, swamp	Antunes and Pais, 1978; Antunes and de Broin, 1988; Cunha and Reis, 1995; Reis, 2000.
	<i>F. occidentalis</i>	32	Casal dos Bernardos	Alhadas	Fm. Taveiro	Meandering fluvial to upper delta	Lima, 1900; Antunes and Pais, 1978; Antunes and de Broin, 1988; Cunha and Reis, 1995; Reis, 2000.
Santonian to early Campanian	<i>P. parceramosa</i> <i>F. sp.</i>	31	Vale de Madeira	Poiares	Fm. Picadouro	Fluvial braided, middle sector	Alvin, 1977; Cunha and Reis, 1995. Teixeira, 1950; Cunha and Reis, 1995.
Coniacian	<i>F. occidentalis</i>	30	Verba	Vagos	Fm. Picadouro	Intertidal flat	Saporta and Choffat, 1894; Bernardes and Corrochano, 1987.
Turonian	<i>F. sp.</i>	29	Vila Verde *	Tentúgal	Fm. Lousões	Inner shallow shelf to estuary	Soares, 1966; Callapez, 1998.
Late Cenomanian	<i>F. sp.</i>	28	Vila Flor	Miranda do Corvo	Fm. Lomba do Alveite	Upper fluvial-dominated delta, freshwater to brackish swamp	Teixeira, 1950; Cunha, 1992.
	<i>F. sp.</i>	27	Padrão	Leiria	Fm. Costa de Arnes	Reefal lagoon	Teixeira, 1948; Callapez, 1998.
	<i>F. sp.</i>	26	Ratão and Campolide	Alcântara	Fm. Bica	Reefal lagoon	Saporta and Choffat, 1894; Teixeira, 1948.
Middle Cenomanian	<i>F. occidentalis</i>	25	Caranguejeira	Leiria	Fm. Costa de Arnes	Rimmed shallow lagoon	Choffat, 1900; Crosaz-Galletti, 1979; Callapez, 1998.
	<i>F. occidentalis</i>	24	Lourinhã	Ourém	Fm. Costa de Arnes	Rimmed shallow lagoon, inner margin	Saporta and Choffat, 1894; Teixeira, 1948; Berthou, 1973.
	<i>F. occidentalis</i>	23	Monsanto	Lisboa	Fm. Caneças	Intertidal low-energy shelf to brackish supratidal	
	<i>F. sp.</i>	22	Murganhal	Caxias	Fm. Caneças	Brackish supratidal platform	Teixeira, 1948; Berthou, 1973.
Late Albian to early Cenomanian	<i>F. sp.</i>	21	Bairro *	Alcanede	Fm. Almargem	Distal fluvial, braid delta	Teixeira, 1948.
Late Albian	<i>F. alata</i>	20	Sítio *	Nazaré	Fm. Figueira da Foz	Braid delta, tidal influence	Alvin, 1977; Dinis, 2001.
	<i>F. sp.</i>	19	Caixaria *	Runa	Fm. Almargem	Distal fluvial, estuarine	Teixeira, 1948.
	<i>F. sp.</i>	18	Aguda	Azenhas do Mar	Fm. Galé	Rimmed shallow lagoon, inner margin	Rey and Cugny, 1977; Hasenboehler, 1981.
Middle Albian	<i>F. aff. hoheneggeri</i>	17	S. Mamede	Belas	Fm. Rodízio	Deltaic to estuarine	Teixeira, 1948; Rey and Cugny, 1977.
Early to middle Albian	<i>F. sp.</i>	16	Cavadinha and Pimenteira*	Caranguejeira	Fm. Figueira da Foz	Distal floodplain	Teixeira, 1948; Dinis, 2001.
Early Albian	<i>F. sp.</i>	15	Tavarede *	Figueira da Foz	Fm. Figueira da Foz	Distal floodplain	Teixeira, 1948; Dinis, 2001.
	<i>F. sp.</i>	14	Ceramic factory *	Nazaré	Fm. Figueira da Foz	Distal fluvial to upper delta	Teixeira, 1948; Dinis, 2001.
	<i>F. hoheneggeri</i>	13	Vale da Gunha *	Leiria	Fm. Figueira da Foz	Distal floodplain	Teixeira, 1952; Dinis, 2001.
	<i>P. sp.</i>	12	Vale de Água *	Juncal	Fm. Figueira da Foz	Distal floodplain	Dinis, 2001; Bocherens et al., 1994.
	<i>P. sp.</i>	11	Catefica *	Torres Vedras	Fm. Almargem	Braided fluvial	Rey, 1993; Bocherens et al., 1994.
Albian	? <i>F. occidentalis</i>	10	Almargem *	Belas	Fm. Rodízio	Distal fluvial, upper delta	Heer, 1881; Saporta and Choffat, 1894; Rey, 1972; Alvin, 1977.
Late Aptian to middle Albian	<i>F. hoheneggeri</i>	9	Torrinhas *	Leiria	Fm. Figueira da Foz	Braided fluvial	Teixeira, 1952; Dinis, 2001.
	<i>F. sp.</i>	8	Milheiro *	Cercal	Fm. Almargem	Freshwater lake in braidplain	Teixeira, 1948; Saporta and Choffat, 1894.
Late Aptian to early Albian	<i>F. sp.</i>	7	Almas do Juncal *	Montemor-o-Velho	Fm. Figueira da Foz	Distal floodplain	Pais & Trincão, 1983; Dinis 2001.
Early Hauterivian	<i>F. ? sp.</i>	6	S. Sebastião	Runa	Fm. Santa Susana	Subtidal to intertidal flat	Teixeira, 1948; Rey, 2006.
	<i>F. teixeirae</i>	5	Vale Cortiço	Torres Vedras	Fm. Santa Susana	Tidal flat to estuarine	Rey, 1993; this work.
Valanginian to early Albian	<i>F. sp.</i>	4	Zambujeiro *	Cercal	Group Torres Vedras	Braided fluvial plain	Teixeira, 1948; Rey, 1993.
	<i>P. parceramosa</i> <i>F. occidentalis</i>	3	Olhos Amarelos *	Óbidos	Group Torres Vedras (unit IV)	Distal fluvial, upper delta	Romariz 1946; Teixeira, 1948; Alvin, 1977; Watson, 1977; Rey and Dinis, 2004.
Valanginian	<i>F. teixeirae</i>	2	Beach cliff	Sesimbra	Fm. Vale de Lobos	Distal fluvial	Rey, 1972; Alvin and Pais, 1978.
	<i>F. sp.</i>	1	S. Lourenço	Ericeira	Fm. São Lourenço	Tidal flat, supratidal	Teixeira, 1948; Rey, 2006.

silcretes, culminating in a regionally extensive and thick siderolithic silcrete and indicating alternating rain and drought seasons (Thiry, 1999).

The faunas and floras from the upper Campanian–Maastrichtian suggest tropical to sub-tropical climates, especially based on the presence of extant families of turtles and crocodiles (e.g. Antunes and Pais, 1978; Antunes and de Broin, 1988), as well as plants such as Zingiberales and Laurales (e.g. Friis et al., 2006). Moreover, the frequent, in some cases very mature, calcretes (Reis, 2000) and the clay assemblages largely dominated by smectite (Antunes and Pais, 1978; Cunha, 1992) indicate warm and dry conditions for most of the year, but also a strong rainy season.

In conclusion, the regional climate was warm and became more humid from the Berriasian to the Aptian. It became warmer and drier during the Albian and these conditions lasted during most of the Late Cretaceous.

During the Cretaceous, the western Portuguese margin was situated between 25° and 35° N, at the transition of the “Warm Humid” to “Hot Arid” mid-latitude belts (Chumakov et al., 1995; Spicer and Skelton, 2003). For instance, the Aptian and lower to mid Albian deposits near Vale Cortiço indicates a warm and humid climatic signature, while coeval arid to semi-arid conditions prevailed in the southward adjacent southern Portuguese margin (Algarve) by clay minerals and palynomorphs (Prates et al., 1983; Heimhofer et al., 2008).

The evaporite versus coal distribution compiled by Ziegler et al. (2003) shows that Iberia was a wet area during most of the Early Cretaceous, and with high evaporation during the Late Cretaceous. The numerical climate model simulations including palaeoflora data by Sewall et al. (2007) suggested that most of Iberia had a moist evergreen forest during the Aptian and Albian, changing to savannah at the Cenomanian–Turonian boundary and to a dry forest during the Maastrichtian. In contrast, Willis and McElwain (2002) indicated that a wet winter (Mediterranean) biome prevailed during the Late Cretaceous. The modelling and floral characteristics of worldwide Maastrichtian indicate a warm and seasonal climate for Central Iberia (Price and Grimes, 2007).

The global climate changed significantly during the Cretaceous at the stage or sub-stage scales, even including the formation of significant ice caps in the polar regions (e.g. Miller et al., 2003). Therefore, the diverse regional climatic conditions in Portugal may be related to shifts of the “Warm Humid” and “Hot Arid” mid-latitude belts. Nevertheless, it must be stressed that the palaeobotanical-independent climatic proxies points to the prevalence of relatively warm climate with at least a rainy season. Taking also into account the evidence from the depositional systems (Table 1), the wide range of palaeoenvironmental conditions of the Portuguese localities support the earlier conclusions that these frenelopsids are not absolute proofs of heat- or salt-constrained habitats.

The well-established stratigraphic framework and environmental interpretation of western Portuguese localities, the wide range of environments occupied by frenelopsids, the excellent preservation and the availability to past collections and localities prove the potential for further works coupling taxonomy with stratigraphy and sedimentology. It could be a major step for understanding the ecological significance of frenelopsids.

Acknowledgements

We are very grateful to Dr. Eduarda Ferreira (New University of Lisbon), for the technical assistance, Professor Pedro Cunha (University of Coimbra) for discussions on the Late Cretaceous environments and Professor Miguel Ramalho (Geological Museum of Lisbon) for providing the holotype specimen. We also thank Professor Joaquim Simão (New University of Lisbon) for producing the holotype drawing. Sincere thanks are due to Professor Hans Kerp and two anonymous reviewers for the constructive comments on the manuscript. M.M.M. received a financial support from the “Fundação para a Ciência e a Tecnologia” (SFRH/BD/24849/2005). B.G. received supports by CNRS-UMR 5125 PEPS, Project ANR AMBRACE (No

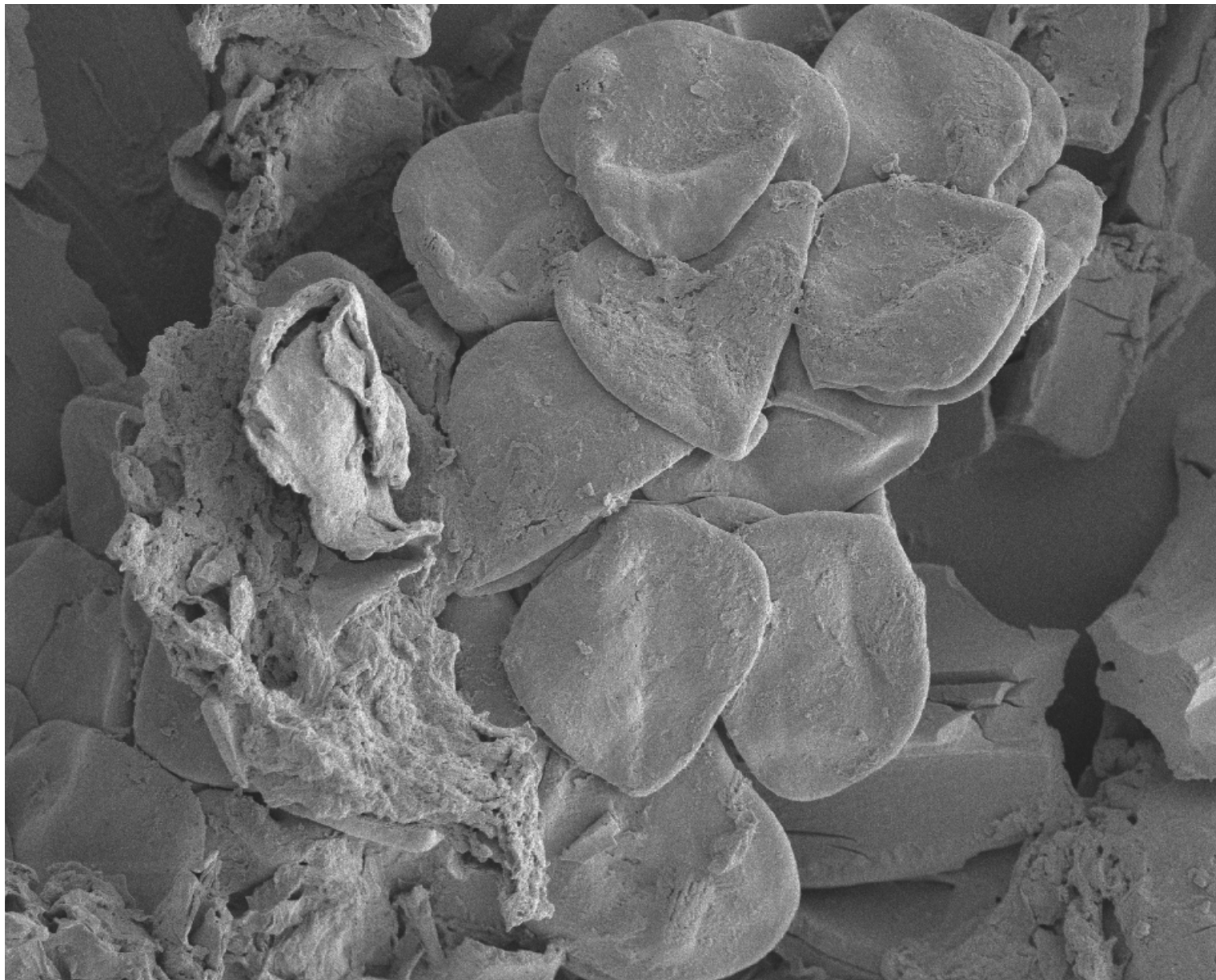
BLAN07-1-184190) of the French “Agence nationale de la recherche”, projects CGL2008-00809/BTE and CGL2009-11838/BTE of the “Ministerio de Ciencia e Innovación” of the Spanish government and project 2009SGR-01451 of the Catalan government. Financial support from ANGIOGAL Project (PTDC/CTE-GIX/104999/2008) is gratefully acknowledged.

References

- Allen, P., 1998. Purbeck-Wealden (Early Cretaceous) climates. *Proceedings of the Geologists' Association* 109, 197–236.
- Alvin, K.L., 1977. The conifers *Frenelopsis* and *Manica* in the Cretaceous of Portugal. *Palaeontology* 20, 387–404.
- Alvin, K.L., Pais, J.J.C., 1978. A *Frenelopsis* with opposite decussate leaves from the Lower Cretaceous of Portugal. *Palaeontology* 21, 873–879.
- Antunes, M.T., de Broin, F., 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* 9, 153–200.
- Antunes, M.T., Pais, J., 1978. Notas sobre os depósitos de Taveiro. *Estratigrafia, paleontologia, idade, paleoecologia*. *Ciências da Terra* 4, 109–128.
- Aucour, A.-M., Gomez, B., Sheppard, S.M.F., Thévenard, F., 2008. $\delta^{13}\text{C}$ and stomatal number variability in the Cretaceous conifer *Frenelopsis*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 257, 462–473.
- Axsmith, B.J., Jacobs, B.F., 2005. The conifer *Frenelopsis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: systematic, biogeographical, and paleoecological implications. *International Journal of Plant Sciences* 166, 327–337.
- Batten, D.J., 1974. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. *Proceedings of the Geologists' Association* 85, 433–438.
- Batten, D.J., MacLennan, A.M., 1984. The palaeoenvironmental significance of the conifer family Cheirolepidiaceae in the Cretaceous of Portugal. In: Reif, W.-E., Westphal, F. (Eds.), *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Short Papers. Attempto Verlag, Tübingen, pp. 7–12.
- Bernardes, C.A., Corrochano, A., 1987. A sedimentologia da “Formação arenitos e argilas de Aveiro” – Crétacé Superior, Bacia Ocidental Portuguesa. *Geociências* 2, 9–26.
- Berthou, P.Y., 1973. Le Cénomanién de l'Estremadura portugaise: *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal* (N.S.), vol. 23, 169 pp.
- Berthou, P.Y., Hasenboehler, B., Moron, J.M., 1981. Apports de la Palynologie à la stratigraphie du Crétacé Moyen et Supérieur du Bassin Occidental Portugais. *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Universidade de Coimbra* 91–92, pp. 183–221.
- Blanc-Valleron, M.-M., Thiry, M., 1997. Clay minerals, paleoweathering, paleolandscares and climatic sequences: the Paleogene continental deposits in France. In: Paquet, H., Claire, N. (Eds.), *Soil and sediments. : Mineralogy and geochemistry*. Springer, Berlin, pp. 223–247.
- Bocherens, H., Friis, E.M., Mariotti, A., Pedersen, K.R., 1994. Carbon isotopic abundances in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: palaeoecological implications. *Lethaia* 26, 347–358.
- Callapez, P., 1998. Estratigrafia e paleobiologia do Cenomaniano-Turoniano. O significado do eixo da Nazaré-Leiria-Pombal, Ph.D. Thesis, Universidade de Coimbra, Portugal.
- Choffat, P., 1900. Recueil de monographies stratigraphiques sur le système Crétacé du Portugal. II – Le Crétacé supérieur au Nord du Tage: *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*.
- Chumakov, N.M., Zharkov, M.A., Herman, A.B., Doludenko, M.P., Kalandadze, N.M., Lebedev, E.L., Ponomareko, A.G., Rautian, A.S., 1995. Climatic belts of the mid-Cretaceous time. *Stratigraphy and Geological Correlation* 3, 241–260.
- Coiffard, C., Gomez, B., 2010. The rise to dominance of the angiosperm kingdom: dispersal, habitat widening and evolution during the Late Cretaceous of Europe. *Lethaia*. doi:10.1111/j.1502-3931.2009.00181.
- Coiffard, C., Gomez, B., Kvaček, J., Thévenard, F., 2006. Early angiosperm ecology, evidence from the Albian–Cenomanian of Europe. *Annals of Botany* 98, 495–502.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thévenard, F., 2007. Early Cretaceous angiosperm invasion of western Europe and major environmental changes. *Annals of Botany* 100, 545–553.
- Crosaz-Galletti, R., 1979. Etude stratigraphique et micropaléontologique du Cénomanién calcaire de la région de Vila Nova de Ourém (Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 65, 47–104.
- Cunha, P.P., 1992. Estratigrafia e sedimentologia dos depósitos do Crétacé Superior e Terciário de Portugal Central, a Leste de Coimbra, Ph.D. Thesis, Universidade de Coimbra, Portugal.
- Cunha, P.P., Reis, R.P., 1995. Cretaceous sedimentary and tectonic evolution of the northern sector of the Lusitanian Basin (Portugal). *Cretaceous Research* 16, 155–170.
- Daoudi, L., Rocha, F., Ouajhain, B., Dinis, J.L., Chafiki, D., Callapez, P., 2008. Palaeoenvironmental significance of clay minerals in Upper Cenomanian–Turonian sediments of the Western High Atlas Basin (Morocco). *Clay Minerals* 43, 615–630.
- Daviero, V., Gomez, B., Philippe, M., 2001. Uncommon branching pattern within conifers: *Frenelopsis turolensis*, a Spanish Lower Cretaceous Cheirolepidiaceae. *Canadian Journal of Botany* 79, 1400–1408.
- Dinis, J.L., 2001. Definição da Formação da Figueira da Foz – Aptiano a Cenomaniano do sector central da margem oeste ibérica. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 88, 127–160.
- Doludenko, M.P., 1978. The genus *Frenelopsis* (Coniferales) and its occurrence in the Cretaceous of U.S.S.R. *Paleontologicheskoe Zhurnal* 1978, 107–121.

- Ferreira, G.C., 1958. Subsídios para o conhecimento do Cretácico inferior da região a Norte de Torres Vedras. Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal 42, 151–161.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 251–293.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Grimm, G.W., Crane, P.R., 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 170, 1086–1101.
- Gomes, C.F., Rocha, F., Santos, A., 1996. Karst type lateritic-bauxitic clay of Andorinha (Cantanhede-Portugal): geology, mineralogy, geochemistry and genesis. *Geociências* 10, 153–166.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Méon, H., Thévenard, F., Barale, G., 2001. Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine delta of Uña (Upper Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 170, 133–148.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Solé de Porta, N., Thévenard, F., Guignard, G., 2002a. *Frenelopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 45, 997–1036.
- Gomez, B., Thévenard, F., Fantin, M., Guisberti, L., 2002b. Late Cretaceous fossil plants from the Bonarelli level in the Venetian (Southern) Alps. *Cretaceous Research* 23, 671–685.
- Groot, J.J., Groot, C.R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 46, 133–176.
- Hasenboehler, B., 1981. Étude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomanien du bassin occidental portugais au sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal). Ph.D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie (Paris), France.
- Haworth, M., McElwain, J.C., 2008. Hot, dry, wet, cold or toxic? Revisiting the ecological significance of leaf and cuticular micromorphology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 262, 79–90.
- Haywood, A.M., Valdes, P.J., Markwick, P.J., 2004. Cretaceous (Wealden) climates: a modelling perspective. *Cretaceous Research* 25, 303–311.
- Heer, O., 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal. Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal, Lisboa.
- Heimhofer, U., Adatte, T., Hochuli, P.A., Burla, S., Weissert, H., 2008. Coastal sediments from the Algarve: low-latitude climate archive for the Aptian-Albian. *International Journal of Earth Sciences* 97, 785–797.
- Kimura, T., Saiki, K., Arai, T., 1985. *Frenelopsis choshiensis* sp. nov., a cheirolepidiacean conifer from the Lower Cretaceous Choshi Group in the Outer Zone of Japan. *Proceedings. Japan Academy* 61B, 426–429.
- Kvaček, J., 2000. *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe). *Review of Palaeobotany and Palynology* 112, 51–78.
- Lauverjat, J., Pons, D., 1978. Le gisement sénonien d'Esgueira (Portugal): Stratigraphie et flore fossile. *Compte Rendu du 103^e Congrès National des Sociétés Savantes, Nancy. Sciences* 2, 119–137.
- Leereveld, H., De Haan, P.J., Juhász, M., 1989. Stratigraphic evaluation of spore/pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine-Mediterranean realm. *Laboratory of Palaeobotany and Palynology Special Services Report* 89 (07), 1–253.
- Lejal-Nicol, A., 1987. Flores nouvelles du Paléozoïque et du Mésozoïque d'Egypte et du Soudan Septentrional. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen A* 75 (1), 151–248.
- Lima, W., 1900. Notícia sobre alguns vegetais fósseis da flora senoniana (s.l.) do solo português: Comunicações da Direcção dos Serviços Geológicos de Portugal, vol. 52, 12 pp.
- Médus, J., Berthou, P.Y., 1980. Palynoflores dans la coupe de l'Albien de Foz de Folcão (Portugal). *Géobios* 13, 263–269.
- Mendes, M.M., Friis, E.M., Pais, J., 2008a. *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 149, 50–56.
- Mendes, M.M., Pais, J., Friis, E.M., 2008b. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales link. *Grana* 47, 211–219.
- Miller, K.G., Sugarman, P.J., Browning, J.V., Kominz, M.A., Hernández, J.C., Olsson, R.K., Wright, J.D., Feigenson, M.D., Van Sickle, W., 2003. Late Cretaceous chronology of large, rapid sea-level changes: Glacioeustasy during the greenhouse world. *Geology* 31, 585–588.
- Molina, J.M., 1997. Bauxitas kársticas en España. Antecedentes y principales resultados obtenidos por el Grupo de Trabajo Español del proyecto del PICG nº 287 (Bauxitas kársticas del Tethys). *Boletín Geológico y Minero* 108, 415–426.
- Moron, J.M., 1981. Étude paléobotanique et palynologique du Crétacé supérieur du Bassin Occidental Portugais au nord de l'accident de Nazaré (Portugal). Ph.D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).
- Pais, J., Reyre, Y., 1981. Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* 22, 35–40.
- Pais, J., Trincão, P., 1983. Contribuições para o estudo paleobotânico do Grés Grosseiro Inferior (Arenitos do Carrascal): I – A Jazida de Almas do Juncal. *Ciências da Terra* 7, 141–160.
- Pons, D., Broutin, J., 1978. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis oligostomata* (Crétacé, Portugal): Comptes Rendus du 103^e Congrès National des Sociétés Savantes (Nancy), vol. 2, pp. 139–159.
- Prates, S., Correia, F., Berthou, P.-Y., Blanc, Ph., 1983. Essai de synthèse du Crétacé de l'Algarve: Biostatigraphie, paléogéographie, sédimentation argileuse. Deuxième partie: sédimentation argileuse. *Bulletin d'Information de Géologie du Bassin de Paris* 20, 3–24.
- Price, G.D., Grimes, S.T., 2007. New approaches for quantifying the Cretaceous terrestrial climate record. In: Williams, M., Haywood, A.M., Gregory, F.J., Schmidt, D.N. (Eds.), *Deep-time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies*. The Micropalaeontological Society Special Publication. The Geological Society, London, pp. 225–233.
- Reis, R.P., 2000. Depositional systems and sequences in a regional setting displaying variable sedimentary geometries and controls: example of the Late Cretaceous Lusitanian Basin (central Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 87, 63–76.
- Rey, J., 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal): Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, vol. 21 (N.S.). 477 pp.
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Groupe de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 79, 75–85.
- Rey, J., 2006. Stratigraphie séquentielle et séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien: Ciências da Terra, Volume Especial, vol. 6, 120 pp.
- Rey, J., Dinis, J., 2004. Shallow marine to fluvial interplay in the Lower Cretaceous of central Portugal: sedimentology, cycles and controls. In: Dinis, J.L., Proença Cunha, P. (Eds.), *Cretaceous and Cenozoic events in West Iberia margins: 23rd IAS Meeting of Sedimentology, Coimbra, 2004, Field Trip Guidebook, volume 2*, pp. 5–35.
- Rey, J., Cuny, P., 1977. Écoséquences et paléoenvironnements de l'Albien du Portugal. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 113, 374–385.
- Rey, J., Dinis, J.L., Callapez, P., Proença Cunha, P., 2006. Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Crétacé de Portugal. *Cadernos de Geologia de Portugal, INETI (Ed.)*, 75 pp.
- Romariç, C., 1946. Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Boletim do Museu de Mineralogia e Geologia da Universidade de Lisboa* 14, 135–149.
- Saiki, K., 1997. *Frenelopsis pombetsuensis*: a new cheirolepidiacean conifer from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research* 1, 126–131.
- Saporta, G., Choffat, P., 1894. Flore fossile du Portugal. *Nouvelles contributions à la flore mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique: Direction des Travaux Géologiques du Portugal, Lisboa*, 288 pp.
- Schenk, A., 1869. Beiträge zur Flora der Vorwelt. 3. Die fossilen Pflanzen der Wernsdorfer Schichten in den Nordkarpathen. *Palaeontographica* 19, 1–34.
- Sewall, J.O., van de Wal, R.S.W., van der Zwan, K., van Oosterhout, C., Dijkstra, H.A., Scotese, C.R., 2007. Climate model boundary conditions for four Cretaceous time slices. *Climate of the Past* 3, 647–657.
- Soares, A.F., 1966. Estudo das formações pós-jurássicas da região de entre Sargento-Mor e Montemor-o-Velho (margem direita do rio Mondego): Memórias e Notícias, Publicações do Museu Mineralógico e Geológico da Universidade de Coimbra, vol. 62, pp. 1–343.
- Spicer, R.A., Skelton, P.W., 2003. The operation of the major geological carbon sinks. In: Skelton, P.W. (Ed.), *The Cretaceous World*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 249–271.
- Srinivasan, V., 1995. Conifers from the Puddledock locality (Potomac Group, Early Cretaceous) in eastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89, 257–286.
- Sucerquia, P., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Moreno-Sánchez, M., 2008. *Frenelopsis* conifers in the northern South America and its stratigraphic, paleogeographic and paleoclimatic significance. *IPC-XII/IOPC-VIII Bonn, Germany 2008 Abstract Volume: Terra Nostra 2008/2*, p. 271.
- Takhtajan, A.L., 1963. In: Orlov, A. (Ed.), *Gymnosperms and angiosperms: Osnovy Paleontologii*, vol. 15. USSR Academy of Sciences, Moscow, 1743 pp. [In Russian].
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., 2008. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press, 1230 pp.
- Teixeira, C., 1946. Flora cretácica de Esgueira (Aveiro). *Portugaliae Acta Biológica* (3/4), 235–240.
- Teixeira, C., 1948. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte I. Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 118 pp.
- Teixeira, C., 1950. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte II. Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 31 pp.
- Teixeira, C., 1952. Notes sur quelques gisements de végétaux fossiles du Crétacé des environs de Leiria. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa* 2, 133–154.
- Thiry, M., 1999. Diversity of continental silicification features: examples from the Cenozoic in the Paris Basin and neighbouring basement. In: Thiry, M., Simon-Coinçon, R. (Eds.), *Palaeoweathering, palaeosurfaces and related continental deposits: International Association of Sedimentologists Special Publication*, vol. 27, pp. 87–127.
- Thiry, M., Jacquin, T., 1993. Clay mineral distribution related to rift activity, sea-level changes and palaeoceanography in the Cretaceous of the Atlantic Ocean. *Clay Minerals* 28, 61–84.
- Trincão, P.R., 1990. Esporos e Pólenes do Crétacé Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia, Ph.D. Thesis, Universidade Nova de Lisboa, Lisboa, Portugal.
- Trincão, P., Pena dos Reis, R., Pais, J., Proença da Cunha, P., 1989. Palinóforos antecenomanianos do “Grés do Buçaco” (Lousã, Portugal). *Ciências da Terra* 10, 51–64.
- Uličný, D., Kvaček, J., Svobodová, M., Špičáková, L., 1997. High-frequency sea-level fluctuations and plant habitats in Cenomanian fluvial to estuarine succession: Pecínov quarry, Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 165–197.
- Vakhrameev, V.A., 1991. In: Hughes, N.F. (Ed.), *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press, 318 pp.
- Watson, J., 1977. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA and England. *Palaeontology* 20, 715–749.
- Watson, J., 1983. A new species of the conifer *Frenelopsis* from the Cretaceous of Sudan. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86, 161–167.

- Watson, J., 1988. The Cheirolepidiaceae. In: Beck, C.B. (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 382–447.
- Watson, J., Alvin, K.L., 1999. The cheirolepidiaceous conifers *Frenelopsis occidentalis* Heer and *Watsonniocladus valdensis* (Seward) in the Wealden of Germany. *Cretaceous Research* 20, 315–326.
- Willis, K.J., McElwain, J.C., 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford. 378 pp.
- Zbyszewski, G., Ferreira, O.V., Manuppella, G., Torre de Assunção, C., 1966. Carta Geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 30-B (Bombarral). Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 99 pp.
- Ziegler, A.M., Eshel, G., Rees, M., Rothfus, T.A., Rowley, D.B., Sunderlin, D., 2003. Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia* 36, 227–254.



ARTIGO V



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Review of Palaeobotany and Palynology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/revpalbo

Research papers

Early cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian basin, western Portugal): An integrated palynological and mesofossil study

Mário Miguel Mendes ^{a,b,*}, Jorge Dinis ^c, João Pais ^a, Else Marie Friis ^d^a CICEGe, Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Caparica, Portugal^b Geosciences Department, University of Évora, Apartado 94, 7002 554 Évora, Portugal^c IMAR – Institute of Marine Research, Earth Sciences Department, University of Coimbra, 3000 272 Coimbra, Portugal^d Department of Palaeobotany, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

ARTICLE INFO

Article history:

Received 31 December 2010

Received in revised form 10 April 2011

Accepted 14 April 2011

Available online 6 May 2011

Keywords:

Berriasian

mesofossils

pollen

spores

palynoflora

palaeobotany

ABSTRACT

Mesofossil and palynomorphs of probable Berriasian age is described from Cretaceous sediments exposed in the Bombarral formation near the village of Juncal in the Estremadura region (western Portugal). Both the palynoflora and mesofossil flora are poor in species diversity and in number of specimens. The palynological assemblage is dominated by pteridophytes and gymnosperms. The mesofossil flora is dominated by conifer seeds and seeds assigned to the Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales group. The associations indicate the presence of a coniferous forest dominated by Cheirolepidiaceae with a grown cover and understory vegetation of ferns and other pteridophytes as well as members of the BEG group. The fossil floras indicate a warm, seasonally dry climate. The local and regional sedimentological data also point to a seasonal climate with a prolonged dry season. The vegetational and environmental signal from the Portuguese flora is in accordance with that of other, contemporaneous floras of northern Europe (southern England, Bornholm/Denmark and Germany).

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

A major change in terrestrial life took place during the Cretaceous period with the dramatic radiation of angiosperms (flowering plants) and the decline of many seed plant groups that characterised the Jurassic vegetation.

The first scattered records of angiosperms are from the Valanginian–Hauterivian, but flowering plants were already diverse by the mid-Early Cretaceous (Friis et al., 2010).

Many Portuguese mesofossil floras with three-dimensionally preserved floral structures, palynological assemblages with angiosperm pollen and macrofossil floras with angiosperm leaf remains have provided important information of this critical time interval, covering particularly events from the Barremian–Aptian and onwards (Friis et al., 1994, 1997, 1999, 2000, 2001, 2004, 2006, 2010). Information on the earliest Cretaceous vegetation in Portugal prior to angiosperm diversification come mainly from macrofossil floras and pollen (Groot and Groot, 1962; Heer, 1881; Leereveld et al., 1989; Pais and Reyre, 1981;

Romariz, 1946; Saporta, 1894; Teixeira, 1948, 1950, 1952; Trincão, 1986, 1990), while mesofossil floras including information on reproductive organs are much more rare and there are only few studies dedicated to understand the pre-angiosperm vegetations in Portugal.

In this paper we describe a new plant assemblage from the earliest Cretaceous of Portugal based on both mesofossils and palynomorphs. The fossils are from the Vale Painho clay pit complex close to the Juncal village in western Portugal that is probably of Berriasian age. The palynological and mesofossil assemblages document a vegetation dominated by gymnosperms (mainly conifers) and ferns and strongly suggest warm and dry environmental conditions.

2. Material and methods

2.1. Sampling and preparation

The palynomorphs and plant mesofossils described here were extracted from five sediment samples (57, 58, 59, 60 and 61) collected by M.M. Mendes and J.L. Dinis in the Vale Painho clay pit complex (Figs. 1 and 2) near the village of Juncal (39° 35' 27.4" N; 08° 54' 09.2" W) in the Estremadura region, western Portugal. The sediments belong to the uppermost part of the informal Bombarral formation of earliest Cretaceous age (see Sections 2.2. and 2.3) previously assigned to the “Grés superiores com vegetais e dinossáurios” (França and Zbyszewski, 1963).

* Corresponding author at: CICEGe, Earth Science Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Quinta da Torre, 2829 516 Caparica, Portugal. Tel.: +351 21 2948573; fax: +351 21 2948556.

E-mail addresses: mmendes@mail.telepac.pt (M.M. Mendes), jodinis@det.uc.pt (J. Dinis), jip@fct.unl.pt (J. Pais), else.marie.friis@nrm.se (E.M. Friis).



Fig. 1. Vale Painho clay pit complex photograph showing the studied area. The arrow indicates the dark-grey mudstone sampled level.

Mesofossil were extracted from bulk samples of ca. 64 kg that were first air-dried in the laboratory, disaggregated in water and sieved over a 125 μm mesh sieve using a hand shower. The plant fossils captured on the sieve were then treated with hydrofluoric (40% HF) and hydrochloric (10% HCl) acids, thoroughly rinsed in water and dried in air. The fossils were preliminary sorted and observed under a Wild M8 Heerbrugg stereomicroscope. Specimens selected for more detailed study were mounted on polished aluminium stubs and sputter coated with gold for 60 s and examined using a Hitachi Field S-4300 scanning electron microscope (FE-SEM) at 2 kV, in the Swedish Museum of Natural History, Stockholm.

Palynomorphs were extracted from sediment samples of ca. 50 g following standard palynological techniques (Traverse, 2007) using concentrated HCl and HF to dissolve carbonates and silicates, and concentrated HNO_3 for oxidation. Organic and mineral material was separated using heavy liquid (ZnCl_2). Palynomorphs were generally poorly preserved, rare and of low species diversity.

For light microscopy (LM) studies five glycerine jelly microscope slides were prepared for each sample. Due to the low abundance and diversity of palynomorphs all specimens in each slide were counted for recording species diversity and the relative occurrence of the major systematic groups. LM images were taken with a Nikon Coolpix 5400 digital camera on a Nikon Eclipse E600 microscope using 60 \times and 100 \times objectives and the position of the specimens recorded using an England Finder.

For more detailed morphological analysis scanning electron microscopy (SEM) studies, a drop of water with suspended palynomorphs was pipetted to a polished aluminium stubs covered with double stick carbon tape, air dried, coated with gold for 60 s and studied using a Hitachi S-3700N scanning electron microscope at 5 kV, in the HERCULES Laboratory ("Cultural Heritage, Study and Safe-guard") at the University of Évora, Portugal. SEM coordinates were recorded for all figured specimens.

SEM-micrographs were improved using Photoshop software to enhance contrast and remove stain from the background.

All specimens, slides and SEM stubs use in this study are deposited in the Earth Sciences Department, Technology and Sciences College, New University of Lisbon, Portugal.

2.2. Composition, architecture and depositional environment of the Vale Painho outcrop

About 50 m of the Bombarral formation outcrop in the Vale Painho clay pit below the unconformity at the base of the Figueira da Foz Formation (Fig. 2), with an attitude of N40W, 15 W express strike and dip. The pit is about 250 m along-dip and 200 m along-strike. In the pit the Bombarral formation is composed of alternating metre thick bodies of conglomeratic sandstones, channel deposits and lutitic and fine sandstone bodies representing overbank and floodplain sediments. The dominant channel facies are white cross-bedded medium to coarse arkosic sandstone to conglomerates and conglomeratic pavements (lags) with a maximum particle size up to about 8 cm, interpreted as channel-infill, bars and channel bed forms of a braided fluvial system. Palaeocurrents from cross-beds range from north to east, occasionally showing western azimuths, but overall they point to an average provenance from the NE quadrant. Scattered lignified and pyritized wood fragments, several centimetres in diametres, occur within the sandstone. The floodplain deposits are mainly massive red or grey mottled mudstones intercalated with lenses and undulated thin bodies of fine to medium micaceous sandstones. We preliminarily interpreted these horizons as crevasse splays and levees. Some levels near the top of the thickest bodies of overbank fines show scattered calcite or even horizons of concretions we interpret preliminarily as nodular calcrete palaeosols. Both channel and overbank facies have frequent Fe-oxide and hydroxide crusts. The plant bearing samples were collected in exposures of dark-grey lenses of organic-rich mudstone to fine sandstone in the upper part of the Bombarral formation. These lenses are 2 to 20 m wide and up to 1 m thick, associated with fine to medium low-angle trough cross-bedded sandstone; the organic debris may form alternating horizontal or low-angle laminae, or may even be the dominant component of horizons up to 70 cm thick. The sets of low-angle cross-bedded sandstone are possibly crevasse delta lobes preserved in depressions. The horizontal laminated and more organic-rich bodies are interpreted as infill of channels, which were abandoned by avulsion events and acted as ponds where oxygen depleted slack water allowed the

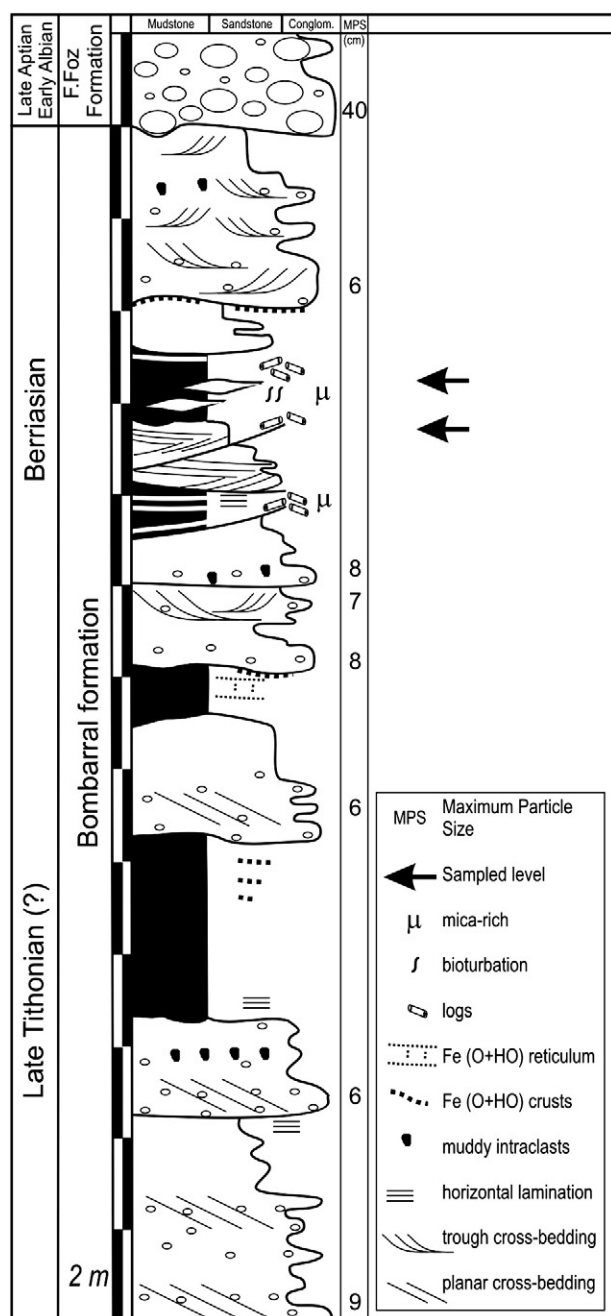


Fig. 2. Vale Painho clay pit sedimentary and stratigraphic log. Calcite concretions are clustered in horizontal levels. The sampled levels display lenticular channel-fill geometries. The boundary between the Bombarral and Figueira da Foz formations is an angular unconformity.

preservation of vegetal material. Quite probably the abandoned channels were not far from a major active channel, explaining not only the close association with crevasse facies, but also the persistent high water table level required to preserve the organic material. Overall, the preservation in the outcrop area of metres-thick overbank deposits implies a reasonably high accommodation and or fast accumulation.

Channel facies are clast-supported with a high proportion of detrital matrix; the larger clasts are metaquartzite and vein quartz. Quartz dominates the sand-size particles, but K-feldspars are an important component, usually fairly weathered. Kaolinite and illite

are the dominant clay minerals, frequently with significant amounts of montmorillonite (Serrano, 1977). Most of clays are probably detrital, but *in situ* weathering of K-feldspars certainly produced some of the kaolinite.

2.3. Stratigraphy

In the Lusitanian Basin, the Late Jurassic cycle spans from the Middle Oxfordian to the early–Middle Berriasian. The cycle includes an initial marine flooding at the beginning of the rift phase, with its paroxysm creating several sub-basins during the latest Oxfordian. This extensional event was followed by a tectonic fade-out dominated by the infill of the previously created accommodation. In the studied area, the extensional tectonics created moderate halokynetic movements that formed narrow salt-pillows over the main basement structures of Caldas da Rainha and Rio Maior, defining the wide salt-withdrawal Bombarral syncline. Like documented for adjacent areas (Alves et al., 2002), this topographic–structural depression was filled by fluvial deposits of the Bombarral formation prograding south-westward. In the Caldas da Rainha structure, the two larger alkaline magmatic outcrops (S. Bartolomeu and Leiria castle hills) were dated by Grange et al. (2008) as latest Tithonian to mid-Berriasian (146.5 ± 1.6 and 142.3 ± 1.0 Ma, respectively). This episode of magmatic activity corresponds to an extensional pulse and the heating most probably triggered the mobilisation of the Early Jurassic evaporites of the Dagorda formation towards the syncline developed over the crustal fault, thus renewing the subsidence of the marginal synclines. The top of this unit is a regional unconformity.

Basin-wide correlation of sedimentary sequences and lithostratigraphic units (Dinis et al., 2008; Leinfelder and Wilson, 1998; Reis et al., 2000) indicates that the Bombarral formation (Leinfelder, 1986) is laterally equivalent to the Lourinhã, and Farta Pão formations (respectively continental siliciclastics and marginal marine to brackish carbonates; Wilson et al., 1989), and its upper part corresponds to the Santa Cruz member of the Lourinhã formation (braided fluvial; Hill 1989), the upper half of the Freixial formation (lagoonal to distal fluvial; Leinfelder, 1986) and the Serreira and the Porto da Calada Formations (respectively continental siliciclastics and marginal marine to brackish carbonates; Rey, 1993). The upper part of the Farta Pão formation was considered as Berriasian based on foraminifera, ostracods and charophytes (Ramalho, 1971; Rey, 1972), and the Porto da Calada Formation was also dated as Berriasian based on dinocysts (Berthou and Leereveld, 1990). The middle of the Lourinhã formation (Porto Novo member) was dated as late Tithonian to Berriasian by an exclusively continental palynological assemblage (Mohr, 1989). The Bombarral formation was also correlated with the Boa Viagem sandstones of the Figueira da Foz area (65 km north), whose top was correlated by Bernardes (1992) with the first eustatic 3rd order cycle of the Cretaceous (Haq et al., 1988).

However, the age of the top of the unit in a particular location depends on the depth of cut during the Early Cretaceous erosional phase. An angular unconformity of about 10° between the Figueira da Foz and the Bombarral formation is exposed at Vale Painho. The erosion is associated with the tilting. The Vale Painho outcrop is located in the axis of the Late Jurassic Bombarral sub-basin, and the sequence stratigraphic interpretation of seismic sections does not show major truncation in this context (Alves et al., 2003; Rasmussen et al., 1998). In the axis of the Bombarral syncline the Bombarral formation is about 400 m thick (Montenat et al., 1988), possibly up to roughly 500 m (Zbyszewski et al., 1966). This value is similar to the Upper Jurassic “marly–sandy–carbonate” and “red muddy–sandy” series in outcrops about 40 km to the NNE, also in the syncline axis, confirming a probable high preservation of the original thickness. Thus, a Berriasian age was suggested for the upper part of the unit (Mendes et al., 2008a).

Table 1

Spore and pollen taxa identified in the Vale Painho palynoflora listed alphabetically within genera.

Lycophyta
<i>Ceratospores masculus</i> Norris, 1969
<i>Patellasporites</i> sp.
<i>Patellasporites tavadensis</i> Groot and Groot, 1962
Pteridophyta
<i>Cicatricosisporites breviaesuratus</i> Couper, 1958
<i>Cicatricosisporites</i> spp.
<i>Concavissimisporites verrucosus</i> (Delcourt and Sprumont, 1955)
Delcourt et al., 1963
<i>Converrucosisporites</i> sp.
<i>Costatoperforosporites</i> sp.
<i>Deltoidospora australis</i> (Couper, 1953; Pocock, 1970)
<i>Deltoidospora minor</i> Couper, 1953
<i>Deltoidospora</i> spp.
<i>Impardecispora apiverrucata</i> (Couper, 1958) Venkatachala et al., 1969
<i>Impardecispora</i> sp.
<i>Kuklisporites</i> sp.
<i>Laevigatosporites ovatus</i> Wilson and Webster, 1946
<i>Leiotriletes</i> sp.
<i>Leptolepidites major</i> Couper, 1958*
<i>Pilosporites trichopapillosus</i> (Thiergart, 1949) Delcourt and Sprumont, 1955*
<i>Plicatella</i> sp.
<i>Todisporites major</i> Couper, 1958
<i>Todisporites</i> sp.
<i>Trilobosporites</i> sp.
<i>Verrucosisporites cerosus</i> (Hoffmeister, Staplin and Malloy, 1955) Butterworth and Williams, 1958
<i>Verrucosisporites</i> sp.
Coniferophyta
Bisacate pollen
<i>Cerebropollenites macroverrucosus</i> (Thiergart, 1949) Schulz, 1967
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i> (Couper, 1958) Nilsson, 1958
<i>Cerebropollenites</i> sp.
<i>Classopollis major</i> Groot and Groot, 1962
<i>Classopollis noeli</i> Reyre, 1970
<i>Classopollis</i> spp.
<i>Inaperturopollenites</i> spp.
<i>Laricoidites gigantis</i> Brenner, 1963
<i>Spheripollenites psilatus</i> Couper, 1958
<i>Spheripollenites scabratus</i> Couper, 1958
<i>Spheripollenites</i> spp.
Cycadophyta/Ginkgophyta
<i>Monosulcites</i> spp.
Uncertain affinity
<i>Reticulatasporites</i> sp.
<i>Tesselatosporis escheri</i> Harding, 1988
BEG group
<i>Eucommiidites</i> cf. <i>troedssonii</i> Erdtman, 1948*
<i>Eucommiidites</i> sp.*
<i>Raunsgaardispermum</i> -type pollen

* Specimens recognised in the scanning electron microscopy.

3. Results

Both the palynological assemblages and the mesofossil flora show low diversity in species as well as number of specimens (Tables 1 and 2). Fern spores and conifers pollen grains dominate the palynological assemblages, while the mesofossils assemblages are characterised by the occurrence of conifers seeds and seeds assigned to the Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales (BEG) group.

Table 2

Mesofossil seeds identified in the Vale Painho mesoflora listed within two different gymnosperm groups.

Coniferophyta
Conifer seeds sp. 1
Conifer seeds sp. 2
Conifer seeds sp. 3
Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales group
<i>Erdtmanispermum juncalense</i> Mendes, Friis & Pais, 2008a
<i>Raunsgaardispermum lusitanicum</i> Mendes, Pais & Friis, 2008b
BEG seeds sp. 3

3.1. Palynoflora

The palynoflora of Vale Painho is characterised by low diversity, low number of specimens, and generally poor preservation of the spores and pollen (Plates I and II). Twenty five genera and at least 39 species were recognised in the LM preparations, all representing terrestrial plants (Table 1). Further two genera and species of spores that were not observed in LM were recognised in the SEM preparations.

The relative occurrences of spores and pollen are based only on counts of the LM preparations and show that the Vale Painho palynoflora is dominated by trilete fern spores (42%) and conifer pollen (44%).

In the Vale Painho palynoflora lycophyte spores are rare represented by the form-genera *Ceratospores* (1%) and *Patellasporites* (4%).

The most common fern spores are the smooth-walled *Deltoidospora*, probably related to the fern families Cyatheaceae and Dicksoniaceae, constituting about 13% of all palynomorphs (Plate I, 1, 2). There are at least two species, but because of distortion precise assignment at species level were not always possible. Other fern spores of relative abundant occurrences are represented by species of *Verrucosisporites* (6%), *Cicatricosisporites* (5%), and *Plicatella* (3%) assigned to the Schizaeaceae, *Impardecispora* (6%) belonging to the Lygodiaceae, while low abundances of spores attributed to the Pteridophyta are recorded for *Concavissimisporites* (1%), *Costatoperforosporites* (1%), *Laevigatosporites* (1%), *Tesselatosporis* (1%).

Dominant pollen type among the conifers is the cheirolepidiaceus *Classopollis*, which reaches frequencies of up to about 13% of all palynomorphs. Pollen grains attributed to the Taxodiaceae are also abundant in the Vale Painho palynoflora represented by species of *Spheripollenites* (12%). Bissacate pollen (5%) and pollen of *Cerebropollenites* (4%) are less prominent in the palynoflora.

The Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales (BEG) group is also represented in palynoflora. *Eucommiidites* pollen (three specimens) was only observed in the SEM preparations (Plate II, 5, 6, 7), while characteristic monocolpate and tectate–punctate grains similar to those found *in situ* in the *Raunsgaardispermum* seeds (see below) was observed both in LM (3%) and in SEM preparations (Plate V, 7, 8). No angiosperms pollen was observed.

3.2. The mesofossil flora

The mesofossil flora from Vale Painho consists mainly of seeds preserved as slightly three-dimensional lignitic fossils and a few twigs. Totally 211 specimens representing six different species were recovered from the samples including three types of conifers seeds and three species of seeds assigned to the Bennettitales–Erdtmanithecates–Gnetales (BEG) group (Table 2).

In the Vale Painho mesofossil flora conifer seeds are the most common among the mesofossils representing about 70% of all specimens (Plates III and IV). Conifer seeds sp. 1 includes 81 specimens corresponding to 38% of all mesofossils. The seeds are well-preserved, about 1.64–2.28 mm long and 0.95–1.71 mm wide, ovate in outline with a clearly differentiated basal scar of attachment and a slightly pointed apical micropyle (Plate III). The outer surface is smooth with faint outlines of outer epidermis that has elongated, isodiametric and rectangular cells arranged in parallel, longitudinal rows (Plate III, 2, 4, 6).

Conifer seeds sp. 2, includes 61 specimens representing 29% of the Vale Painho mesofossils. The seeds are irregular rounded, ovate to elliptic in outline, about 2.67–3.81 mm long and 2.31–3.65 mm broad (Plate IV). The base is slightly oblique, sometimes with a small collar (Plate IV, 3, 5). The outer seed surface is slightly rugose with irregular longitudinal ridges. The epidermal cells are indistinct and not well-preserved (Plate IV, 4). Some fragmented specimens show the presence of a distinct, yellowish megaspore membrane.

Conifer seeds sp. 3, includes 8 incomplete specimens representing about 4% of all mesofossils. In these specimens the outer seeds wall is

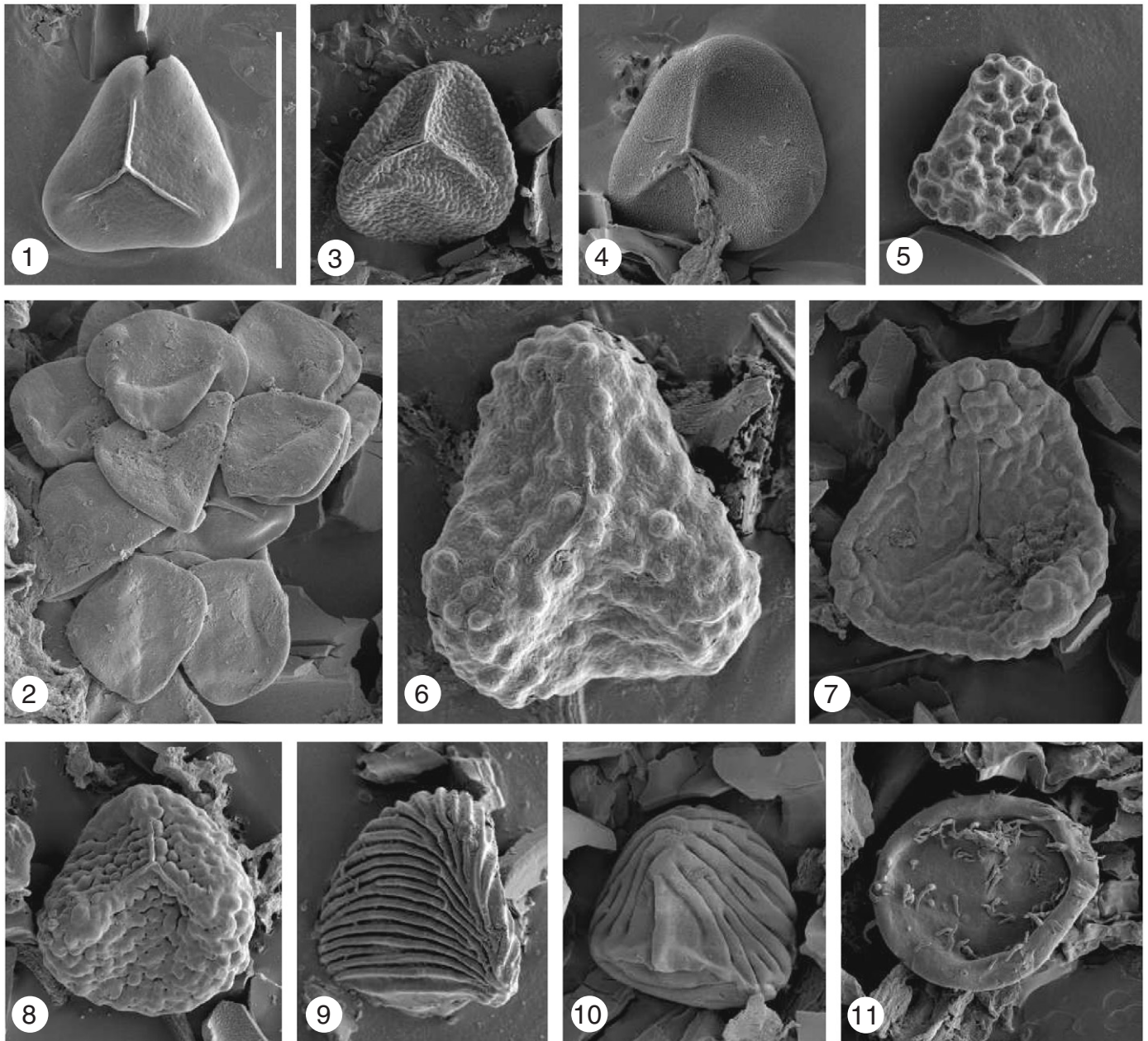


Plate I. SEM micrographs of some spore types recovered from the Early Cretaceous of Vale Painho palynoflora. 1. *Deltoidospora minor* Couper, 1953. 2. Cluster of *Deltoidospora minor* Couper, 1958. 3, 7, 8. *Verrucositriletes* sp. 4. *Leiotriletes* sp. 5. *Klukisporites* sp. 6. *Impardecispora* sp. 9. *Cicatricosisporites potomacensis* Brenner, 1963. 10. *Cicatricosisporites* sp. 11. *Pilosporites trichopapillosus* (Thiergart, 1949) Delcourt and Sprumont, 1955. Scale bars = 50 μ m for all specimens.

abraded and only the smooth inner part of the seeds are preserved (Plate IV, 7, 8). They are about 1.07–1.71 mm long and 1.52–2.29 mm wide with the chalazal area indicated by a small circular depression and the micropylar area is slightly pointed (Plate IV, 7).

The only other group represented by seeds in the Vale Painho mesofossil flora are seeds assigned to the BEG group. They constitute 30% of all mesofossils (Plate V). Three different genera and species have been recognised. Two of these are formally described. *Erdtmanispermum juncalense* (Mendes et al., 2008a) includes 7 seeds corresponding to about 3% of the mesofossils. The seeds are well-preserved, about 1.05–1.5 mm long and 0.75–1.1 mm wide, more or less ovoid to guttiform in outline with a rounded base and apically tapering into an elongated narrow micropylar region (Plate V, 1, 2). Distinctive longitudinal sutures along the three edges emphasise the three-angled form in some specimens (Plate V, 2). The seeds wall is distinctly rugulate. The outer epidermis is only preserved near the apex of the seeds in the micropylar

area of all seeds and occasionally near the base of the seeds. There is no information about the integument and the other internal tissues. Pollen was not observed *in situ* within the micropyle of these seeds, but three *Eucommiidites*-type grains similar to the grains known from seeds of *Erdtmanispermum balticum* Pedersen et al. (1989), were recognised in the dispersed palynoflora.

Raunsgaardispermum lusitanicum, another BEG taxon in the Vale Painho mesofossil flora, that was formally described (Mendes et al., 2008b) includes 56 seeds representing 27% of all mesofossils (Plate V, 3–4). The seeds are lignitised and usually slightly compressed and distorted to various degrees. They are ovoid to broadly fusiform in outline with a short pointed micropylar region, about 1.2–2.1 mm long and 0.9–1.26 mm wide. The outer seed envelope is two-valved and the characteristic bisymmetrical form is particularly clearly seen in apical view of many specimens (Plate V, 3). The seed envelope is composed by a thick sclerenchymatous layer and an outer epidermis.

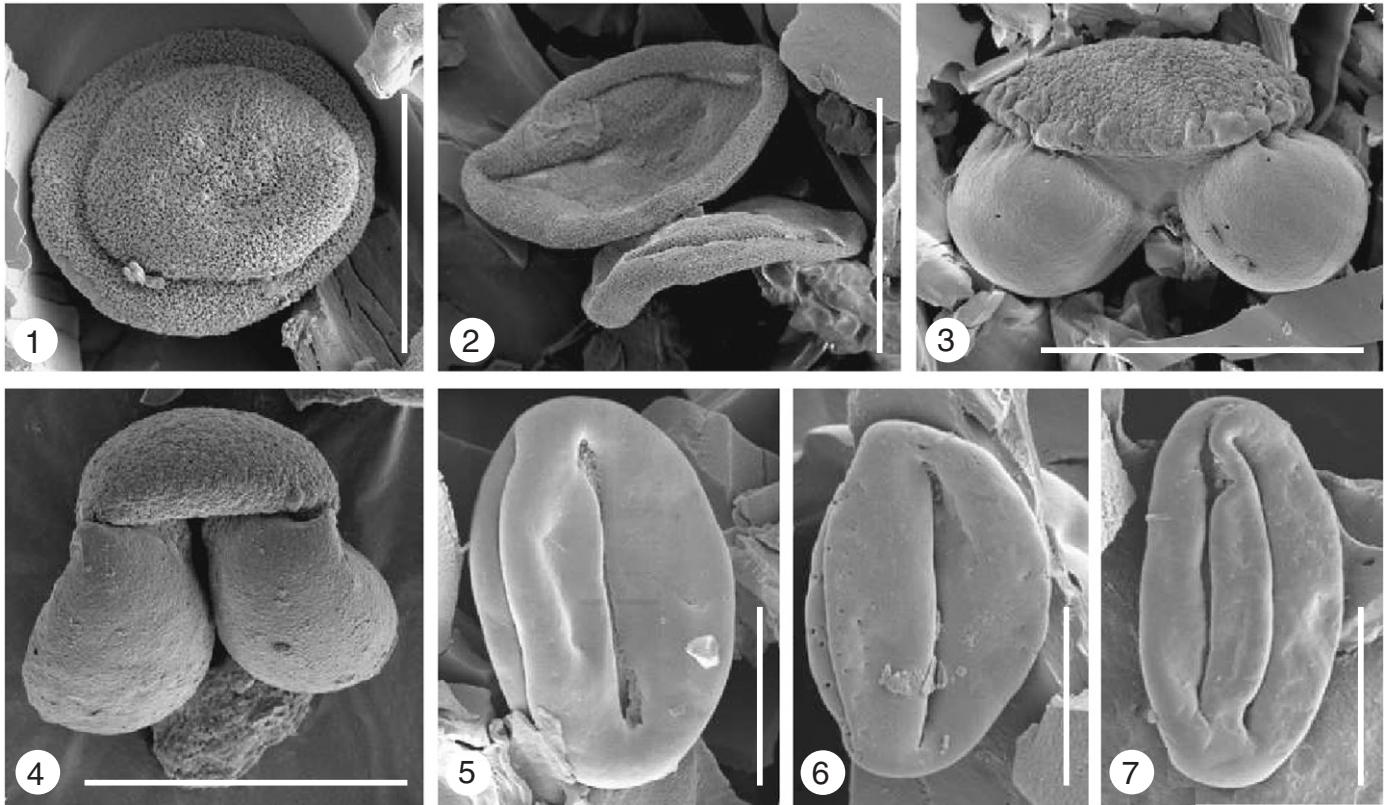


Plate II. SEM micrographs of some gymnosperm pollen grains recovered from the Early Cretaceous of Vale Painho palynoflora. 1, 2. *Classopollis noeli* Reyre, 1970; scale bars = 30 μ m. 3, 4. Bisacate pollen grains; scale bars = 50 μ m. 5. *Eucommiidites* cf. *troedssonii* Erdtman, 1948; scale bar = 10 μ m. 6, 7. *Eucommiidites* sp.; scale bars = 10 μ m.

The attachment scar is indistinct. Pollen observed *in situ* in the micropyle of one specimen (Plate V, 7) and on surface of several specimens (Plate V, 8) is monocolpate and tectate–punctate, typically invaginated in the aperture region distorting the original shape. Grains are elliptic in outline with pointed or truncate apex and base, about 26–29 μ m long and about 14–16 μ m wide. The pollen wall is characteristically psilate on the distal face and roughly punctate on the proximal face (Plate V, 7, 8). The colpus expands for almost the length of the grains. Similar grains were also recognised among dispersed palynomorphs from Vale Painho.

A third, undescribed, seed type that is included here in the BEG group, (BEG seeds sp. 3), is represented by two fragmentary specimens corresponding to about 1% of the Vale Painho mesofossils (Plate V, 5–6). This fossil comprises aggregations of three laterally fused seeds, but the morphological and anatomical details are not distinct. The individual seeds of the units are circular to broadly elliptic in outline about 3.8 mm long and 3.2 mm wide, with slightly pointed apex and base (Plate V, 5–6). The seed wall is smooth and thin, very similar to the seed wall of *Raunsgaardispermum lusitanicum* and other BEG-type seeds. Further, the micropylar area is distinct and pointed, also very similar to other BEG-type seeds. The outer epidermis of these specimens is abraded and no pollen was observed adhering to the seed surface.

4. Discussion

4.1. Composition and structure of the Vale Painho flora

Both the palynological assemblage and the mesofossil flora from the Vale Painho clay pit complex are poor in species compared to other plant assemblages that have been studied from Early Cretaceous localities in Portugal (e.g., Eriksson et al., 2000; Friis et al., 2010), but also compared to the contemporaneous mesofossil flora from the Carl Nielsen locality, Bornholm, Denmark (Pedersen et al., 1989; Friis and Pedersen, 1990; Friis

and Pedersen, unpublished data). Further, the palynological assemblage and the mesofossil flora are markedly different in systematic composition suggesting that both assemblages represent only a fraction of the total diversity of the vegetation that grew in the area at that time. Whether they have different provenance representing different sections of the vegetation locally or regionally is not possible to establish based on the material available. The mesofossils are all rather tough with more or less resistant tissues and without delicate appendages. They were most likely exposed to some pre-depositional sorting and abrasion suggesting that perhaps they were produced by plants that did not grow in the immediate vicinity of the deposition environment. This could explain the low diversity and low number of specimens in the samples and particularly explain the lack of delicate remnants such as sporangia and frond fragments of ferns in the mesofossil flora. The preservation of the spores and pollen is also generally poor and suggest some transport and abrasion before deposition. Some transport is also indicated by the depositional setting. The samples were collected in bodies interpreted as crevasse splays, deposited close to the main channels, in a climatic context prone to seasonal flooding, thus probably characterised by energetic and turbulent flow. The provenance of the sediments deduced from the composition of the clasts suggests transportation for at least 50 km.

In the mesofossil flora only remains of seed plants have been identified (conifer and BEG-type seeds), while seed plants constitute merely a smaller part of the palynological assemblage. However, pollen grains that may be attributed to two of the BEG-type mesofossils (*Erdtmanispermum*, *Raunsgaardispermum*) were also observed in the palynological assemblage (*Eucommiidites* sp., *Raunsgaardispermum*-type pollen) and there is also a variety of conifer pollen.

The overall composition of the Vale Painho fossil assemblages indicates a forest vegetation of conifers dominated by trees of Cheirolepidiaceae. Cheirolepidiaceae conifers are generally interpreted as xeromorphic growing in near-coastal environments. It is interesting that remnants of Cheirolepidiaceae have not been observed in the mesofossil flora while

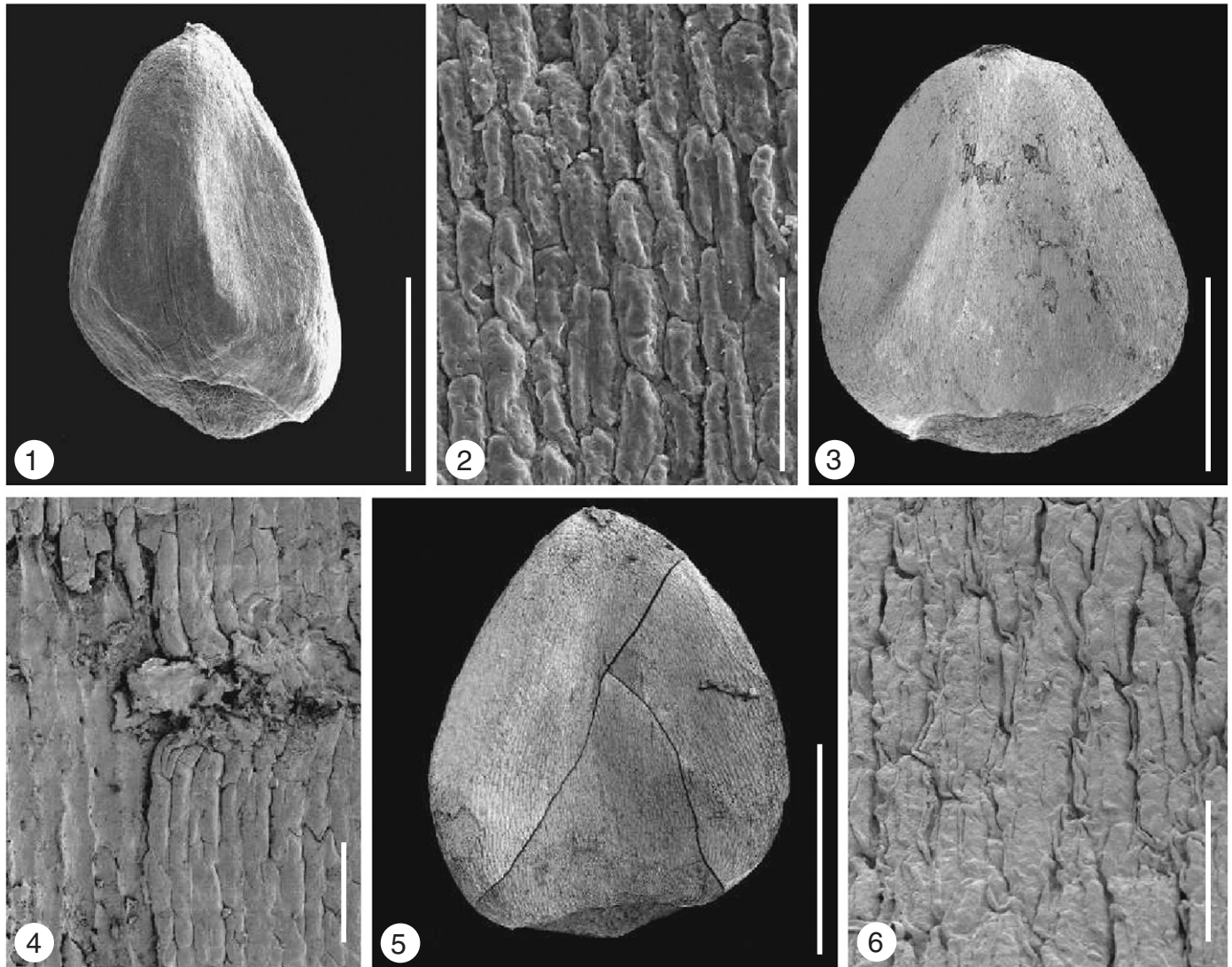


Plate III. SEM micrographs of conifer seeds sp. 1 from the Early Cretaceous of Vale Painho mesofossil flora. 1, 3 and 5. Seeds showing ovate form with clearly differentiated basal scar of attachment and slightly pointed micropyle; scale bars = 1 mm. 2, 4 and 6. Specimens showing outer epidermis with elongated, isodiametric and rectangular cells arranged in longitudinal rows; scale bars = 50 μ m.

Classopollis (Cheirolepidiaceae) is the dominant conifer pollen in the palynoflora. Other conifers in the fossil flora are represented by pollen of Taxodiaceae and bissacate grains (e.g. *Alisporites*) that may have occupied riverbanks or grown in the mangrove-like settings (Abbink et al., 2004; Alvin, 1982). In the understory young conifers was mixed with cyatheaceous tree ferns and larger dicksoniaceaceous ferns. Some of the *Deltoidospora* type spores recognised in the Vale Painho palynoflora are similar to those observed *in situ* the sporangia of *Onychiopsis psilotoides* (Stokes and Webb) Ward from the Berriasian flora of Bornholm, Denmark (Friis and Pedersen, 1990). *Onychiopsis psilotoides* is an extinct fern that was widely distributed in Early Cretaceous floras of the Northern Hemisphere, including several mesofossil floras in Portugal, and is thought to be adapted to high-stress environments. The abundant occurrence of *Deltoidospora* in the Vale Painho assemblage suggests that *Onychiopsis* was probably also a prominent component of the Vale Painho vegetation.

Most likely the *Raunsgaardispermum* and *Erdtmanispermum* plants were small woody shrubs similar in stature perhaps to *Ephedra* or Bennettitales and were part of the understory vegetation or open shrublands.

The schizaeaceous ferns were probably prominent in the grown cover and are represented by a variety of species. Today species of Schizaeaceae,

Cyatheaceae and Dicksoniaceae flourish in tropical and subtropical habitats (Tryon and Tryon, 1982). Schizaeaceous plants are typically associated with sunnier and drier conditions and several species assigned to the Dicksoniaceae and Cyatheaceae have coriaceous fronds and protected sporangia, which may indicate adaptation to stressful environments such as brackish areas (van Konijnenburg-van Cittert, 2002). The abundant *Cicatricosisporites* spores recognised in the Vale Painho palynoflora are probably related to the schizaeaceous fern *Anemia* that today grows on dry soils in South America (Fukarek et al., 1992).

Calcretes, also found in correlative deposits of the Boa Viagem and Lourinhã formations, indicate a semi-arid climate with a seasonal rainfall lower than 500 mm and mean annual temperature from 16 to 19 °C.

Based on terrestrial palynomorphs Mohr (1989) suggested a warm climate with pronounced dry seasons, possibly of Mediterranean type, for the middle part of the Lourinhã formation. Martinus and Gowland (2011) also suggested a warm climate with strong seasonality during the deposition of the Lourinhã formation, with the precipitation mainly in winter, based on studies of palaeosols, wood cells and plate reconstructions.

The local and regional climatic proxies thus points to a clearly seasonal climate with a prolonged dry season but, however, without a dry-out of ponds or shallow swampy lakes.

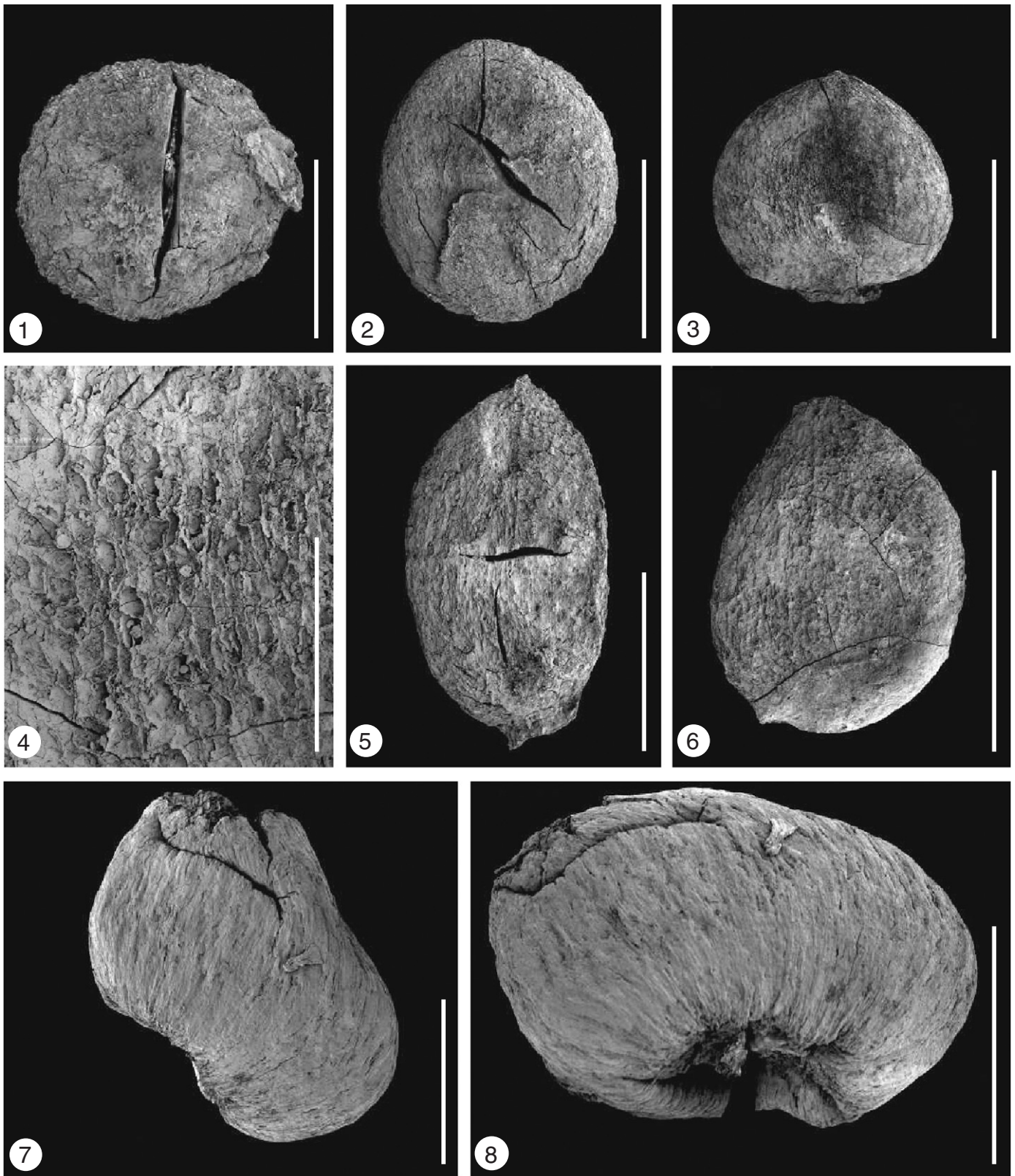


Plate IV. SEM micrographs of conifer seeds from the Early Cretaceous of Vale Painho mesofossil flora. 1, 2 and 6. Conifer seeds sp. 2 showing irregular rounded form; scale bars = 2 mm. 3 and 5. Conifer seeds sp. 2 showing slightly oblique base with a small collar; scale bars = 2 mm. 4. Outer seed sp. 2 surface faintly rugose with irregular ridges; scale bar = 500 μ m. 7 and 8. Specimens representing the inner part of the conifer seeds sp. 3 with the chalazal area indicated by a small circular depression and slightly pointed micropylar region; scale bars = 1 mm.

4.2. Comparison with other Berriasian floras

The fossil plant assemblages from the Vale Painho clay pit complex show close similarity to other contemporaneous floras of Europe,

particularly in environmental signal, but also in general composition. Fossil floras from the earliest Cretaceous are mainly known from macrofossil floras and palynological assemblages from northern Europe. The most intensively studied floras of Berriasian–Valanginian age are

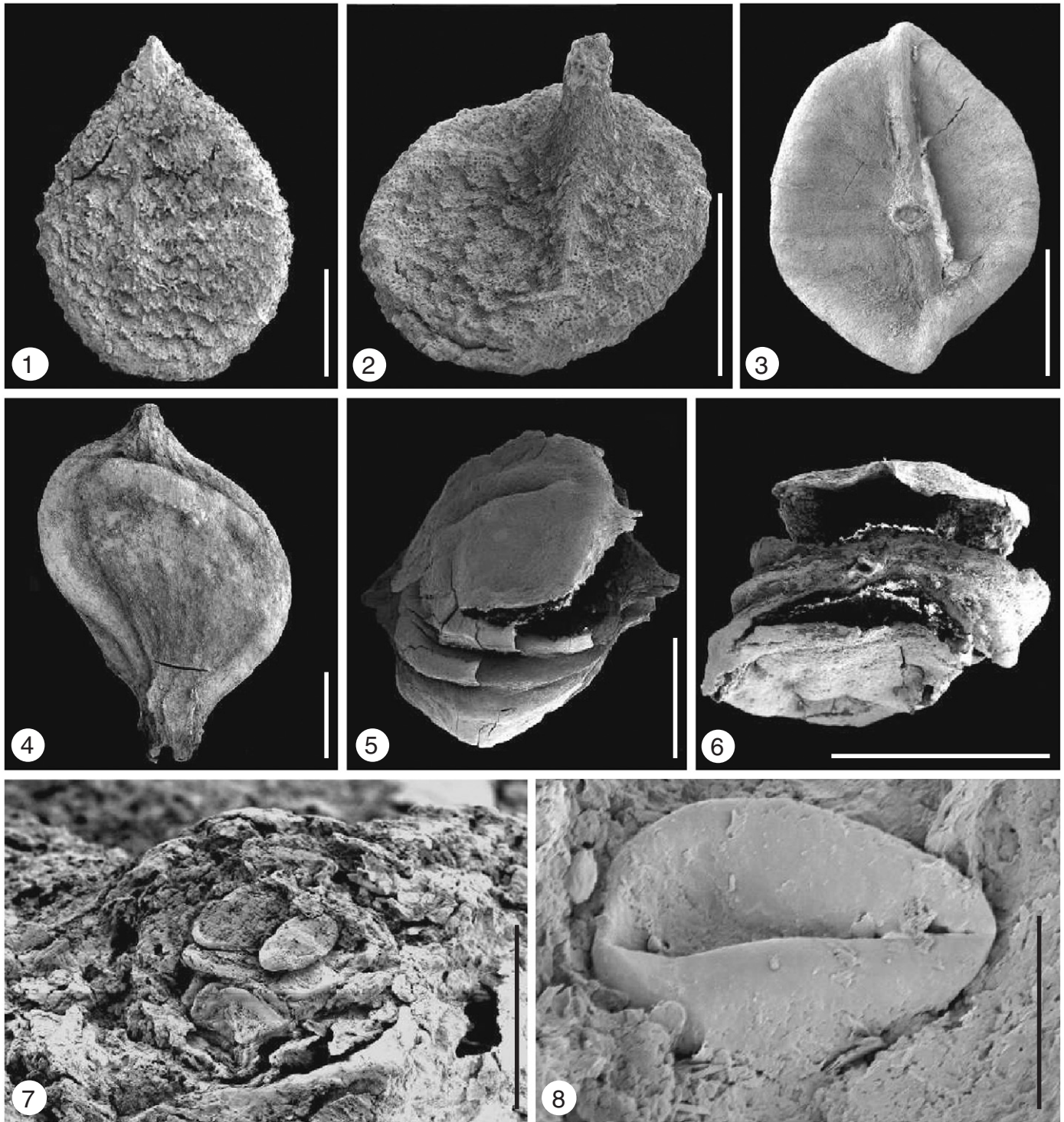


Plate V. SEM micrographs of BEG seeds from the Early Cretaceous of Vale Painho mesofossil flora. 1 and 2. Seeds of *Erdtmanispermum juncalense* showing the characteristic ovoid to guttiform shape with a rounded base, elongated narrow micropylar region and regulate outer surface; scale bars = 500 μ m. 3 and 4. *Raunsgaardispermum lusitanicum* specimens showing the ovoid to broadly fusiform shape with a short pointed micropylar area and the characteristic bisymmetrical form; scale bars = 500 μ m. 5 and 6. BEG seeds sp. 3 showing the aggregation of three laterally fused seeds and a slightly pointed apex and base; scale bars = 2 mm. 7. Specimen showing the *Raunsgaardispermum*-type pollen grains in the micropyle; scale bar = 50 μ m. 8. Monocolpate *Raunsgaardispermum*-type pollen grain with the characteristic elliptic shape and pointed or truncate apex and base; scale bar = 10 μ m.

from the Hasting Beds in southern England (e.g. Batten, 1973; Couper, 1958; Hughes, 1994; Watson, 1969; Watson and Alvin, 1996; Watson and Sincok, 1992) and from several localities in Germany including the classic Wealden-coal floras near Hannover (Pelzer and Wilde, 1987; Riegel et al., 1986). Mesofossils are also present from this time interval although only few have been described until now. The mesofossil flora

from the Jydegård Formation of Bornholm, Denmark, is diverse containing exquisitely preserved plant fossils (Friis and Pedersen, 1990; Pedersen et al., 1989). Macrofossil floras as well as mesofossil floras and palynological assemblages indicate a vegetation characterised by xeromorphic plants including ferns such as *Onychiopsis* and *Ruffordia* as well as many Bennettitales and conifers with reduced leaves.

Palaeoenvironmental studies also suggest some aridity with plants growing in near-coastal floodplain environments under warm and seasonally dry conditions with periods of aridity (Friis and Pedersen, 1990; Riegel et al., 1986; Watson and Alvin, 1996). Ferns and other pteridophytes might have covered vast flats and back-swamps while species of conifers, Bennettitales and other members of the BEG group formed the forest understory vegetation or open shrub-lands in more elevated terrains including levees. The Bornholm flora is dominated by remains of *Onychiopsis psilotoides* that most have grown in dense thickets. There are also many seeds related to the BEG group including seeds of *Erdtmanispermum* as well as numerous undescribed forms in addition to many conifer seeds and twigs. The Vale Painho assemblages show, however, much lower species diversity than most other contemporaneous floras, most likely due to pre-depositional sorting. This, together with the paucity of mesofossils known from this time interval, precludes a more detailed systematic comparison with other floras.

5. Conclusions

The pollen-spore assemblage and the mesofossil remains of the Bombarral formation samples in the Vale Painho clay pit complex provide information about the structure and systematic composition of the plant community important for inferring palaeoecological and paleoclimatic conditions of the region in the earliest Cretaceous. No macrofossil remains were found in the studied sediments. Palynological and mesofossil assemblages of low diversity are dominated by conifers, such as the extinct anemophilous conifers of the Cheirolepidiaceae and Taxodiaceae families, configured a xerophytic conifer forests, interspersed with abundant representatives of the fern families Schizaeaceae, Cyatheaceae and Dicksoniaceae, generally associated to wet places, mix together subsidiary Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales plant types. The plant community strongly indicates adaptation to dry and subtropical palaeoclimate. The local and regional sedimentological data indicate a deposition in a braided fluvial system, with persistent slack waters in avulsion depressions. These features, coupled with the composition of the clay assemblage and the pedogenic carbonates, also point to a seasonal climate with a prolonged dry season.

Acknowledgements

We are very grateful to Eduarda Ferreira (Lisbon) for technical assistance in the laboratory and Yvonne Arremo (Stockholm) for technical assistance with the scanning electron microscopy. We also thank Jean Déjax (Paris) and an anonymous reviewer for helpful comments on the manuscript. This research was supported by grants from the SYNTHESYS – Research Infrastructure Action under the FP6 Structuring the European Research Area Programme (SE-TAF 2866) and by fellowship from the “Fundação para a Ciência e a Tecnologia” (SFRH/BD/24849/2005) to Mário Miguel Mendes. Financial support from ANGIOAL Project (PTDC/CTE-GIX/104999/2008) is gratefully acknowledged.

References

- Abbink, O.A., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic–Lower Cretaceous: concepts and framework. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw* 83, 17–38.
- Alves, T.M., Gawthorpe, R.L., Hunt, D.W., Monteiro, J.H., 2002. Jurassic tectono-sedimentary evolution of the Northern Lusitanian Basin (Offshore Portugal). *Marine and Petroleum Geology* 19, 727–754.
- Alves, T.M., Gawthorpe, R.L., Hunt, D.W., Monteiro, J.H., 2003. Post-Jurassic tectono-sedimentary evolution of the Northern Lusitanian Basin (Western Iberian margin). *Basin Research* 15, 227–249.
- Alvin, K.L., 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37, 71–98.
- Batten, D.J., 1973. Palynology of early Cretaceous soil beds and associated strata. *Palaeontology* 16, 399–424.
- Bernardes, C., 1992. A sedimentação durante o Jurássico Superior entre o Cabo Mondego e o Baleal (Bacia Lusitana): modelos deposicionais e arquitectura sequencial. Ph.D. Thesis, Universidade de Aveiro, Portugal.
- Berthou, P.Y., Leereveld, H., 1990. Stratigraphic implications of palynological studies on Berriasian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 314–344.
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. Maryland Department of Geology, Mines and Water Resources Bulletin 27, 1–215.
- Butterworth, M.A., Williams, R.W., 1958. The small spore floras of coals in the limestone coal group and upper limestone group of the Lower Carboniferous of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 63, 353–392.
- Couper, R.A., 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 22, 1–77.
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains – a systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75–179.
- Delcourt, A.F., Sprumont, G., 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainaut. *Mémoires de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie* 4, 1–83.
- Delcourt, A.F., Dettmann, M.E., Hughes, N.F., 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. *Palaeontology* 6, 282–292.
- Dinis, J.L., Rey, J., Cunha, P.P., Callapez, P.M., Pena dos Reis, R., 2008. Stratigraphy and alloctenic controls on the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretaceous Research* 29, 772–780.
- Erdtman, G., 1948. Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times? *Geologiska Föreningen i Stockholm. Förhandlingar* 70, 265–271.
- Eriksson, O., Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000. Seed size and dispersal systems of early Cretaceous angiosperms from Famalicão, Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161, 319–329.
- França, J.C., Zbyszewski, G., 1963. Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B, Alcobaça. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1990. Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 47–63.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 8, 31–49.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 1997. *Anacostia*, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with trichotomocolpate/monocolpate pollen. *Grana* 36, 225–244.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 259–296.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate–acuminate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39, 226–239.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410, 357–360.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 251–293.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 341–361.
- Fukarek, F., Schultze-Motel, J., Siegel, M., 1992. *Urania Pflanzenreich in 4 Bänden*. Moose, Farne, Nachtsamer, Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- Grange, M., Schärer, U., Cornen, G., Girardeau, J., 2008. First alkaline magmatism during Iberia–Newfoundland rifting. *Terra Nova* 20, 494–503.
- Groot, J.G., Groot, C.R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, Tomo XLVI* 133–176.
- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. In: Wilgus, C.K., Hastings, B.S., Kendall, C.C., Posamentier, H.W., Ross, C.A., Van Wagoner, J.C. (Eds.), *Sea-Level Changes – an Integrated Approach: Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, 42, pp. 39–44.
- Harding, I.C., 1988. A remarkable new Early Cretaceous trilete spore: with observations on sporoderm function and stratigraphic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 54, 165–173.
- Heer, O., 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal. *Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal, Lisboa* 51 pp.
- Hill, G., 1989. Distal alluvial fan sediments from the Upper Jurassic of Portugal: controls on their cyclicity and channel formation. *Journal of the Geological Society London* 146, 539–555.
- Hoffmeister, W.S., Staplin, F.L., Malloy, R.E., 1955. Mississippian plant spores from the Hardinsburg formation of Illinois and Kentucky. *Journal of Paleontology* 29, 372–379.
- Hughes, R.A., 1994. *The Enigma of Angiosperms Origins*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leereveld, H., de Haan, P.J., Juhász, M., 1989. Stratigraphic evaluation of spore/pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine–Mediterranean realm. *Laboratory of Palaeobotany and Palynology. Special Services Report* 89/07 1–253.
- Leinfelder, R.R., 1986. Facies, stratigraphy and paleogeographic analysis of Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 7, 215.
- Leinfelder, R.R., Wilson, R.C.L., 1998. Third order sequences in an Upper Jurassic rift-related second order sequence, Central Lusitanian Basin, Portugal. In: de

- Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P. (Eds.), Mesozoic–Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, 60, pp. 507–525. SEPM, Sp. Publ.
- Martinius, A., Gowland, S., 2011. Tide-influenced fluvial bedforms and tidal bore deposits (Late Jurassic Lourinhã formation, Lusitanian Basin, Western Portugal). *Sedimentology* 58, 285–324.
- Mendes, M.M., Friis, E.M., Pais, J., 2008a. *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 149, 50–56.
- Mendes, M.M., Pais, J., Friis, E.M., 2008b. *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with *in situ* pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: further support for the Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales link. *Grana* 47, 211–219.
- Mohr, B.A.R., 1989. New palynological information on the age and environment of Late Jurassic and Early Cretaceous vertebrate localities of the Iberian Peninsula (eastern Spain and Portugal). *Berliner geowiss. Abh.* 106, 291–301.
- Montenat, C., Guery, C., Jamet, C., Berthou, P.-Y., 1988. Mesozoic evolution of the Lusitanian Basin: comparison with the adjacent margin. In: Boillot, G., Winterer, E. L., et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling the Ocean Drilling Program: Scientific Results*, 103, pp. 757–775.
- Nilsson, T., 1958. Über das Vorkommen eines mesozoischen Sapropelgesteins in Schonen. *Publications, Institutes of Mineralogy, Paleontology and Quaternary Geology, University of Lund* 53, 1–111.
- Norris, G., 1969. Miospores from the Purbeck Beds and marine Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology* 12, 574–620.
- Pais, J., Reyre, Y., 1981. Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* 22, 35–40.
- Pedersen, K.R., Crane, P.R., Friis, E.M., 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. *Grana* 28, 279–294.
- Pelzer, G., Wilde, V., 1987. Klimatische Tendenzen während der Ablagerung der Wealden-Fazies in Nordwesteuropa. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 96, 239–263.
- Pocock, S.A.J., 1970. Palynology of the Jurassic sediments of Western Canada. Part I Terrestrial Species. *Palaeontographica Abteilung B* 130, 12–136.
- Ramallo, M.M., 1971. Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique Supérieur et Crétacé Inférieur des environs de Lisbonne (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal* 212 (19) (in French).
- Rasmussen, E.S., Lomholt, S., Andersen, C., Vejbaek, O.V., 1998. Aspects of structural evolution of the Lusitanian Basin in Portugal and the shelf and slope area offshore Portugal. *Tectonophysics* 300, 199–255.
- Reis, R.P., Cunha, P.P., Dinis, J.L., Trincão, P.R., 2000. Geologic evolution of the Lusitanian Basin (Portugal) during the Late Jurassic. In: Hall, R.L., Smith, P.L. (Eds.), *Proceedings 5th International Symposium on the Jurassic system. GeoResearch Forum*, 6, pp. 345–356.
- Rey, J., 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal* 21 (N.S.), 477 pp.
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Grupo de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro* 79, 75–85.
- Reyre, Y., 1970. Stereoscan observations on the pollen genus *Classopollis* Pflug, 1953. *Palaeontology* 13, 303–322.
- Riegel, W., Wilde, V., Pelzer, G., 1986. Erste Ergebnisse einer paläobotanischen Grabung in der fluviatilen Wealden-Fazies des Osterwaldes bei Hannover. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 86, 137–170.
- Romario, C., 1946. Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Boletim do Museu de Mineralogia e Geologia da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa* 1946, 135–149.
- Saporta, G., 1894. Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique. : Direction des Travaux Géologiques du Portugal, Lisboa. 288 pp.
- Schulz, E., 1967. Sporenpaläontologische Untersuchungen rätoliassischer Schichten im Zentralteil des Germanischen Beckens. *Paläontologische Abhandlungen, Abteilung B (Paläobotanik)* 2, 541–633.
- Serrano, L., 1977. Argilas da região entre Rio Maior e Alcobaça: sinclinal de A-dos-Francos: mineralogia e quimismo. *Estudos, Notas e Trabalhos do Serviço de Fomento Mineiro* 23, 159–176.
- Teixeira, C., 1948. Flora Mesozóica Portuguesa. Parte I, *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa. 119 pp.
- Teixeira, C., 1950. Flora Mesozóica Portuguesa. Parte II, *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa. 33 pp.
- Teixeira, C., 1952. Notes sur quelques gisements des végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa* 2, 133–154.
- Thiergart, F., 1949. Der stratigraphische Wert mesozoischer Pollen und Sporen. *Palaeontographica Abteilung B* 89, 1–34.
- Traverse, A., 2007. *Paleopalynology*. Springer, Dodrecht.
- Trincão, P., 1986. Contribuições para o estudo estratigráfico e paleobotânico dos Grés Grosseiros Inferiores. II. A jazida de Grada (Coimbra). II Congresso Nacional de Geologia, Lisboa, Maleo 2 (13), 44.
- Trincão, P., 1990. Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia. Ph.D. Thesis, Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F., 1982. *Ferns and allied plants. With Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 2002. Ecology of some Jurassic ferns in Eurasia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 199, 113–124.
- Venkatachala, B.S., Kar, R.K., Raza, S., 1969. Palynology of the Mesozoic sediments of Kutch, W. India. 3 — Morphological study and revision of the spore genus *Trilobosporites* Pant ex Potonié, 1956: *Palaeobotanist*, 17, pp. 123–126.
- Watson, J., 1969. A revision of the English Wealden flora, I. Charales–Ginkgoales. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 17, 209–254.
- Watson, J., Alvin, K.L., 1996. An English Wealden floral list, with comments on the possible environmental indicators. *Cretaceous Research* 17, 5–26.
- Watson, J., Sincock, C.A., 1992. Bennettitales of the English Wealden. *The Palaeontographical Society*, London.
- Wilson, L.R., Webster, R.M., 1946. Plant microfossils from a Fort Union coal of Montana. *American Journal of Botany* 33, 271–278.
- Wilson, R.C.L., Hiscott, R.N., Willis, M.G., Gradstein, F.M., 1989. The Lusitanian Basin of West-Central Portugal: Mesozoic and Tertiary tectonic, stratigraphic and subsidence history. *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 46, 341–362.
- Zbyszewski, G., Ferreira, O.V., Manuppella, G., Torre de, Assunção, C., 1966. Carta Geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 30-B (Bombarral). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.